

# **Refugios de fuego de *Austrocedrus chilensis* y su función en la expansión del bosque sobre el matorral en el noroeste de la Patagonia**

*Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires,  
Área Ciencias Agropecuarias*

**Jennifer Brenda Landesmann**

Licenciada en Ciencias Ambientales - Universidad de Buenos Aires - 2009

Laboratorio Ecotono  
INIBIOMA-CONICET  
Universidad Nacional del Comahue



**FAUBA**

Escuela para Graduados Ing. Agr. Alberto Soriano  
Facultad de Agronomía – Universidad de Buenos Aires



## COMITÉ CONSEJERO

Director de tesis

**Thomas Kitzberger**

Lic. en Cs. Biológicas (UBA)

PhD. (University of Colorado, EE.UU)

Co-director

**Juan H. Gowda**

MSc. forestal (SLU)

PhD. (SLU)

Consejero de Estudios

**Lucas A. Garibaldi**

Ing. Agr. (FAUBA)

Dr. en Cs. Agropecuarias (FAUBA)

## JURADO DE TESIS

JURADO

**Alex Fajardo**

B.Sc. Forestal (Universidad de Concepción, Chile)

PhD. Forest Sciences (The University of Montana, EE.UU)

JURADO

**Mariano M. Amoroso**

Ing. Agr. (FAUBA)

PhD. (University of British Columbia, Canada)

JURADO

**Pablo E. Villagra**

Lic. en Cs. Biológicas (Universidad Nacional de Córdoba)

Dr. en Cs. Biológicas (Universidad Nacional de Cuyo)

Fecha de defensa de la tesis: 3 de Marzo de 2016

## AGRADECIMIENTOS

A mis directores Thomas Kitzberger y Juan Gowda por introducirme en el mundo de los bosques. Junto con Lucas Garibaldi, como consejero de estudios, los tres me transmitieron su amplia experiencia y conocimiento que me permitieron crecer profesionalmente.

A Juan Manuel quién fue mi guía fundamental durante el doctorado. Gracias por alentarme día a día.

A toda mi familia, que me apoyó plenamente en mi idea de realizar el doctorado y que pese a estar a la distancia, me acompañó y ayudó durante todos estos años.

A mis amigas y compañeras de doctorado Agus Di Virgilio y Carlita Masini, por el aprendizaje conjunto, la ayuda y el enorme apoyo que siempre me dieron. Y a Flor Tiribelli, quien pese a que se sumó más tarde, fue una pieza clave para mi avance durante los últimos años.

A mis compañeros de oficina Beti Cardoso, Manu De Paz, Lau Cavallero y Facu Oddi por compartir el día a día, trabajando, aprendiendo y pasando buenos momentos juntos.

A Juan Paritsis, Melisa Blackhall, Ignacio Serra Olabuenaga, María Laura Suarez y Romina Vidal Russell.

A la familia Gowda por su amabilidad, compañía y por hospedarme en El Manso mientras estaba de muestreo.

A Benito y Cristina Vereertbrugghen por su gentileza y por brindarme hospedaje en la zona del Cerro Tronador, lo que facilitó enormemente la realización de mi trabajo de campo en esa zona.

A la EPG, INIBIOMA y CONICET.

## DECLARACIÓN

*Declaro que el material incluido en esta tesis es, a mi mejor saber y entender, original producto de mi propio trabajo (salvo en la medida en que se identifique explícitamente las contribuciones de otros), y que este material no lo he presentado, en forma parcial o total, como una tesis en ésta u otra institución.*

Jennifer B. Landesmann

## PUBLICACIONES DERIVADAS DE LA TESIS

### Capítulo II

**Landesmann, J.B.**, Gowda, J.H., Garibaldi, L.A., Kitzberger, T. 2015. Survival, growth and vulnerability to drought in fire refuges: implications for the persistence of a fire-sensitive conifer in northern Patagonia. *Oecologia*, 179: 1111-1122. DOI: 10.1007/s00442-015-3431-2.

### Capítulo IV

**Landesmann J.B.**, Gowda J.H. & Kitzberger T. 2016. Temporal shifts in the interaction between woody resprouters and an obligate seeder tree during a post-fire succession in Patagonia. *Journal of Vegetation Science*. En prensa.

## INDICE GENERAL

AGRADECIMIENTOS .....	iii
DECLARACIÓN .....	iv
PUBLICACIONES DERIVADAS DE LA TESIS .....	v
INDICE GENERAL.....	vi
INDICE DE CUADROS.....	x
INDICE DE FIGURAS .....	xiv
INDICE DE FOTOS .....	xix
RESUMEN.....	xxi
ABSTRACT.....	xxii
CAPITULO I.....	1
Introducción general.....	1
1.1. Disturbios naturales y resiliencia .....	2
1.2. Historias de vida, mecanismos de persistencia de las especies y refugios.....	2
1.3. Sucesión post-disturbio: la importancia de las interacciones entre especies de distinta historia de vida y la composición inicial de una comunidad .....	4
1.4. Características generales del noroeste de la Patagonia.....	5
1.5. Sistema de estudio .....	5
1.6. Estructura de la tesis .....	7
CAPITULO II .....	11
Supervivencia, crecimiento y vulnerabilidad a la sequía en refugios de fuego: implicancias para la persistencia de una conífera sensible al fuego en el noroeste de la Patagonia .....	11
2.1. Introducción.....	12
2.2. Materiales y Métodos .....	14
2.2.1. Área y diseño del estudio.....	14
2.2.2. Remanente de bosque versus matriz a través de imágenes satelitales.....	17

2.2.2.1. Análisis de datos .....	19
2.2.3. Remanente de bosque versus matriz a campo .....	19
2.2.3.1. Análisis de datos .....	19
2.2.4. Crecimiento de árboles en remanentes y matrices .....	19
2.2.4.1. Procesamiento de muestras .....	20
2.2.4.2. Análisis de datos .....	20
2.2.5. Supervivencia de árboles y atributos de micrositio .....	22
2.2.5.1. Análisis de datos .....	22
2.3. Resultados .....	23
2.3.1. Remanente de bosque versus matriz a través de imágenes satelitales .....	23
2.3.2. Remanente de bosque versus matriz a campo .....	24
2.3.3. Crecimiento de árboles en remanentes y matrices .....	26
2.3.4. Supervivencia de árboles y atributos de micrositio .....	30
2.4. Discusión .....	32
CAPITULO III .....	38
Dispersión de semillas de ciprés desde refugios y la recolonización de áreas quemadas .....	38
3.1. Introducción.....	39
3.2. Materiales y Métodos .....	41
3.2.1. Especie bajo estudio.....	41
3.2.2. Sitio de estudio.....	41
3.2.3. Muestreo .....	42
3.2.4. Análisis de datos .....	45
3.2.4.1. Probabilidad de establecimiento de renuevos .....	45
3.2.4.2. Estimación de la dispersión y la probabilidad de establecimiento mediante modelado inverso.....	45
3.2.4.2.1. Ajuste de parámetros usando Cálculo Bayesiano Aproximado (ABC) .....	47

3.3. Resultados .....	48
3.3.1. Probabilidad de establecimiento .....	48
3.3.2. Producción y dispersión de semillas .....	51
3.4. Discusión .....	54
CAPITULO IV .....	58
Cambios temporales en la interacción entre leñosas rebrotantes y un árbol de reproducción obligada por semilla durante una sucesión post-fuego en Patagonia.....	58
4.1. Introducción.....	59
4.2. Materiales y Métodos .....	61
4.2.1. Análisis de datos .....	63
4.3. Resultados .....	64
4.4. Discusión .....	72
CAPITULO V .....	75
Mecanismos de persistencia de arbustivas rebrotantes en rodales de ciprés en estadios avanzados post-fuego .....	75
5.1. Introducción.....	76
5.2. Materiales y Métodos .....	78
5.2.1. Sitio de estudio.....	78
5.2.2. Actividades pre-raleo .....	79
5.2.3. Raleo .....	81
5.2.4. Actividades post-raleo .....	81
5.2.4.1. Instalación de bancos de suelo .....	81
5.2.4.2. Monitoreo .....	82
5.2.5. Análisis de datos .....	83
5.2.5.1. Efecto del raleo y el tiempo en la disponibilidad de luz .....	83
5.2.5.2. Rebrote y elongación de tallos principales y secundarios en laura .....	83
5.2.5.3. Germinación en el banco de suelo .....	84
5.2.5.4. Abundancia y riqueza de especies arbustivas .....	84



5.3. Resultados .....	84
5.3.1. Efecto del raleo y el tiempo en la disponibilidad de luz.....	84
5.3.2. Rebrote y elongación de tallos principales y secundarios en laura.....	85
5.3.3. Germinación en el banco de suelo .....	87
5.3.4. Abundancia y riqueza de especies arbustivas .....	88
5.4. Discusión .....	90
CAPITULO VI.....	94
Discusión general y conclusiones .....	94
6.1. Integración y discusión de los principales resultados.....	95
6.2. Implicancias de los resultados y nuevos interrogantes.....	98
6.3. Implicancias y nuevos interrogantes en el contexto del cambio climático .....	100
6.4. Futuros estudios.....	101
6.5. Algunas alternativas de manejo del modelo de dinámica sucesional.....	102
BIBLIOGRAFÍA .....	103
APENDICE CAPITULO III .....	115

## INDICE DE CUADROS

**Cuadro 2.1.** Características de los pares de remanentes de bosque y matriz: número de par, ubicación, años desde que ocurrió el fuego en esa ubicación (TDF), latitud (°), longitud (°), densidad de árboles (individuos por hectárea), edad de los árboles (edad promedio  $\pm$  desvío estándar por sitio) y número de árboles que presentaban cicatriz de fuego (N cicatriz) (entre paréntesis se especifica el número de cicatrices por árbol)..... 15

**Cuadro 2.2.** Resultados del test de t pareado para detectar diferencias entre los remanentes de bosque y la matriz con respecto a la elevación, pendiente, IVN de otoño, IVN de verano, el grado de exposición hacia el Norte y el Este obtenidas a partir de imágenes satelitales. Se muestran el valor de diferencia de medias, valor-t, grados de libertad y valor-p. Las diferencias significativas ( $P < 0,05$ ) están resaltados en negrita.. 24

**Cuadro 2.3.** Resultados del test de t pareado realizado para buscar diferencias entre los remanentes y matriz con respecto a las variables elevación, la altura de las arbustivas, herbáceas y total de la vegetación, cobertura de suelo desnudo, cobertura de arbóreas, arbustivas, herbáceas, total de la vegetación y cobertura de roca medidas a campo. Se muestran el valor de diferencia de medias, valor-t, grados de libertad y valor-p. Las diferencias significativas ( $P < 0,05$ ) están resaltados en negrita. .... 25

**Cuadro 2.4.** Parámetros de los efectos fijos estimados por el modelo lineal de efectos mixtos realizado para determinar si hay diferencia entre el crecimiento de los árboles en los remanentes y la matriz. Los efectos fijos son: tipo de bosque (matriz o remanente), densidad de árboles, edad de los árboles, edad al cuadrado (para obtener una función cuadrática), las precipitaciones durante la estación de crecimiento previa (Ppprevia), las precipitaciones durante la estación actual (Ppcorriente), la temperatura durante la estación de crecimiento previa (Temprevia), la temperatura durante la estación actual (Temcorriente). Se muestran los coeficientes, error estándar, grados de libertad (gl), valor-t y valor-p. Los efectos significativos ( $P < 0,05$ ) están en negrita. .... 27

**Cuadro 2.5.** Estadística descriptiva para las cronologías de la matriz y los remanentes de bosque. Se especifica el número de sitios (N sitios) por tipo de sitio, número de series (N series), el período de tiempo que abarca la cronología, la sensibilidad media (variabilidad de año a año en el ancho de anillo), Rbar (media de la correlación entre series de distintos árboles; representa la fuerza de la variabilidad o señal común), EPS (representa el grado de expresión de la señal de la cronología; el grado en que la cronología representa una hipotética cronología perfecta), el desvío estándar medio y autocorrelación media de ambas cronologías (autocorrelación de primer orden). Se presenta  $\pm$  error estándar. .... 29

**Cuadro 2.6.** Parámetros estimados por los modelos binomiales para evaluar la probabilidad de supervivencia de árboles aislados (arriba) y creciendo en grupos (abajo). Las variables independientes incluidas en el modelo para los árboles aislados

son: altura total de la vegetación, profundidad de suelo, cobertura de roca, cobertura total de vegetación, elevación, grado de exposición hacia el Norte y el Este, pendiente y diámetro de árbol (diámetro a la altura del tarugado). Las variables independientes incluidas en el modelo de grupos de árboles son grado de exposición hacia el Norte y el Este, cobertura total de la vegetación, altura total de la vegetación, elevación, posición topográfica, pendiente y profundidad de suelo. Se presentan los coeficientes, error estándar, valor-  $z$  y valor- $p$ . Los efectos significativos ( $P < 0,05$ ) están en negrita. ....31

**Cuadro 3.1.** Parámetros estimados por el modelo de regresión logística para la probabilidad de establecimiento de renuevos de ciprés bajo distintas condiciones de sustrato (hojarasca, profundidad de mantillo de hojarasca, detritos grandes) y protección (arbusto, árbol, herbáceas, ramas). Presento los valores de los coeficientes estimados, su error estándar,  $z$ -valor y  $p$ -valor. Los valores  $p$  menores a 0,05 se encuentran resaltados en negrita. ....51

**Cuadro 3.2.** Número de individuos femeninos y masculinos de ciprés registrados a partir de la realización de un censo en cada uno de los refugios. ....51

**Cuadro 3.3.** Parámetros estimados por el cálculo Bayesiano aproximado. Se presentan el valor estimado (valor promedio de la posterior) con su intervalo de credibilidad del 90% (límite inferior y superior) para el parámetro de escala ( $u$ ) y forma ( $p$ ) del kernel de dispersión y para el parámetro de capacidad reproductiva ( $b$ ) de los individuos femeninos de ciprés. Para la estimación de la probabilidad de establecimiento de renuevos de ciprés, se presentan los mismos valores para la ordenada al origen ( $b0$ ), el factor de presencia de arbustos ( $b1$ ), detrito grande ( $b2$ ) y hojarasca ( $b3$ ). ....53

**Cuadro 4.1.** Parámetros estimados por el modelo lineal mixto para comparar el incremento de área basal (IAB) entre rebrotantes y cipreses creciendo en asociación y aislados (controles) a lo largo del tiempo desde el fuego. Las variables independientes incluidas en el modelo fueron la historia de vida (Hv; rebrotante o de reproducción obligada por semilla), condición de crecimiento (Cc; en asociación o aislado), tiempo desde el fuego (TDF), tiempo desde el fuego al cuadrado ( $TDF^2$ ), edad y las siguientes interacciones: Hv\*Cc, Hv\*TDF, Cc\*TDF y Hv\*Cc\*TDF. El intercepto representa el crecimiento de las rebrotantes cuando están asociadas a un ciprés (es decir la condición en que Hv es rebrotante y Cc es en asociación). Por lo tanto, en este cuadro Hv representa únicamente a la historia de vida de reproducción obligada por semilla y Cc representa la condición de crecimiento control. Se muestran los coeficientes (en escala logarítmica y estandarizados), errores estándar, los grados de libertad (gl), valor  $t$  y valor  $p$ . ....69

**Cuadro 4.2.** Características de las series de crecimiento. Número de series (N) utilizadas para construir las cronologías por especie y condición de crecimiento (Cc; en asociación (A) y control (C)). Se presentan además la sensibilidad media ( $S_m$ ), el Desvío estándar (Ds) y la autocorrelación media (AR1; autocorrelación de primer orden). Se presenta  $\pm$  error estándar. ....71

**Cuadro 5.1.** Características ecológicas y dasonómicas del rodal. Presento la abundancia total de individuos por especie del dosel dominante y subdominante. También presento la densidad promedio  $\pm$  desvío estándar (ind/ha), el DAP promedio  $\pm$  desvío estándar y el área basal total ( $m^2/ha$ ) de cada una de las especies. .... 79

**Cuadro 5.2.** Parámetros estimados por el modelo mixto para evaluar el efecto del tratamiento de raleo (0, 25 y 50 % del área basal raleada) y el tiempo en la diferencia de factor de sitio total (FST) 2012-2011 y 2014-2011. Presento los valores de los coeficientes estimados, su error estándar, grados de libertad, t-valor y p-valor. Los valores p menores a 0,05 se encuentran resaltados en negrita. Los coeficientes, error estándar, t-valor y p-valor para el factor Año 2014 y las interacciones Tratamiento\*Año 2014 no se muestran ya que tienen la misma magnitud que los de 2012 en este cuadro pero con signo negativo. Los valores p menores a 0,05 se encuentran resaltados en negrita..... 85

**Cuadro 5.3.** Parámetros estimados por el modelo mixto generalizado con distribución Poisson para evaluar el efecto del tratamiento de raleo (0, 25 y 50 % del área basal raleada), el factor de sitio total (FST) de 2012 y la diferencia de FST 2012-2011 sobre la diferencia del número de tallos principales de laura entre 2011 y 2014 (i.e. tallos principales nuevos). Presento los valores de los coeficientes estimados, su error estándar, z-valor y p-valor..... 86

**Cuadro 5.4.** Parámetros estimados por el modelo mixto para evaluar el efecto del tratamiento de raleo (0, 25 y 50 % del área basal raleada), el factor de sitio total (FST) de 2012 y la diferencia de FST 2012-2011 sobre la diferencia del número de tallos secundarios de laura entre 2011 y 2014 (i.e. tallos secundarios nuevos). Presento los valores de los coeficientes estimados, su error estándar, grados de libertad, t-valor y p-valor. Los valores p menores a 0,05 se encuentran resaltados en negrita..... 87

**Cuadro 5.5.** Parámetros estimados por el modelo mixto para evaluar el efecto del tratamiento de raleo (0, 25 y 50 % del área basal raleada), el factor de sitio total (FST) de 2012 y la diferencia de FST 2012-2011 sobre la elongación de tallos de laura entre 2011 y 2014. Presento los valores de los coeficientes estimados, su error estándar, grados de libertad, t-valor y p-valor. .... 87

**Cuadro 5.6.** Parámetros estimados por el modelo generalizado con distribución Poisson realizado para evaluar el efecto del tratamiento de raleo (0, 25 y 50 % del área basal raleada), la diferencia de factor de sitio total (FST) 2012-2011 y el FST de 2012, sobre el número de plántulas germinadas en los bancos entre 2014 y 2012. Presento los valores de los coeficientes estimados, su error estándar, z-valor y p-valor. Los valores p menores a 0,1 (marginales) se encuentran resaltados en negrita. .... 87

**Cuadro 5.7.** Parámetros estimados por el modelo generalizado con distribución Gaussian realizado para evaluar el efecto del tratamiento de raleo (0, 25 y 50 % del área

basal raleada) y la diferencia en el factor de sitio total (FST) entre 2012 y 2011 y el FST de 2012 sobre la riqueza de especies arbustivas en 2014. Presento los valores de los coeficientes estimados, su error estándar, z-valor y p-valor. Los valores p menores a 0,05 se encuentran resaltados en negrita. .... 89

**Cuadro 5.8.** Parámetros estimados por el modelo generalizado con distribución Gaussian realizado para evaluar el efecto del tratamiento de raleo (0, 25 y 50 % del área basal raleada) y la diferencia en el factor de sitio total (FST) entre 2012 y 2011 y el FST de 2012 en el número de individuos arbustivos en 2014. Presento los valores de los coeficientes estimados, su error estándar, z-valor y p-valor. Los valores p menores a 0,05 y marginales se encuentran resaltados en negrita. .... 89

## INDICE DE FIGURAS

**Figura 1.1.** Mapa mostrando la región de estudio. Los puntos verdes representan los refugios documentados en esta tesis (capítulo II), los cuales incluye los refugios de Lago Gutiérrez y Catedral que también son los sitios de estudio del capítulo III. El asterisco negro indica el sitio donde se realizó el raleo (capítulo V) y el triángulo azul representa el sitio de estudio del capítulo IV. .... 7

**Figura 1.2.** Esquema que sintetiza el modelo conceptual de dinámica sucesional entre el bosque de ciprés (estrategia de reproducción obligada por semilla) y el matorral (estrategia de reproducción rebrotante) que intento validar en esta tesis. Cada etapa sucesional representa un capítulo de esta tesis (números romanos corresponden con la numeración de los capítulos). II) El fuego afecta con menor severidad al refugio, por lo que permite la supervivencia de algunos individuos de ciprés. El bosque persiste en el refugio. III) El refugio funciona como fuente de semillas hacia la matriz, a partir de la dispersión por viento desde los árboles de ciprés sobrevivientes. Las especies arbustivas rebrotan vigorosamente. IV) Las especies arbustivas rebrotantes facilitan el establecimiento de renuevos de ciprés en la matriz. Los cipreses ya establecidos comienzan a competir por luz con las rebrotantes. V) El bosque de ciprés se densifica y suprime a las arbustivas rebrotantes, una vez que las supera en altura. Las especies arbustivas rebrotantes persisten en el sotobosque del cipresal. La persistencia de las arbustivas rebrotantes se prolonga hasta la ocurrencia de un nuevo evento de fuego que reinicia el ciclo sucesional entre el bosque de ciprés y el matorral. Los procesos estudiados en cada capítulo de la tesis están en letra cursiva. Las flechas implican un aumento en el tiempo desde la ocurrencia del fuego. .... 8

**Figura 2.1.** El análisis de componentes principales no mostró diferencias en las variables topográficas y ambientales entre remanentes de bosque (círculos grises) y la matriz (círculos negros) determinadas a través de imágenes satelitales. Las variables están representadas por flechas y los sitios por puntos. La dirección y largo de las flechas muestra la carga relativa de las variables en el primer y segundo componentes principal (CP1 y CP2, respectivamente). .... 23

**Figura 2.2.** El análisis de componentes principales reveló una clara diferenciación entre remanentes de bosque (círculos grises) y la matriz (círculos negros) en cuanto a la cobertura de roca, la elevación, la cobertura de suelo desnudo, y la cobertura y altura de vegetación medidas a campo. Las variables están representadas por flechas y los sitios por puntos. La dirección y largo de las flechas muestra la carga relativa de las variables en el primer y segundo componentes principal (CP1 y CP2, respectivamente). .... 25

**Figura 2.3.** Cipreses creciendo en los remanentes (gris) exhibieron mayor incremento de área basal (IAB) que los cipreses creciendo en la matriz (negro), que se extendió por casi todo el período de estudio en el área quemada hace más de 100 años. Los puntos representan IAB promedio y las líneas verticales son  $\pm$  error estándar. .... 26

**Figura 2.4.** Cipreses creciendo en los remanentes (gris) mostraron mayor incremento de área basal (IAB) que los cipreses creciendo en la matriz (negro) independientemente de la edad (edad a la altura de tarugado) en el área quemada hace más de 100 años. Los puntos representan IAB promedio y las líneas verticales son  $\pm$  error estándar. La flecha horizontal indica el tamaño muestral en edades tempranas. ....27

**Figura 2.5.** a) Cronologías de los remanentes de bosque (gris) y la matriz (negro) en función del tiempo. El menor crecimiento (índice de ancho de anillo) de cipreses en remanentes con respecto a cipreses creciendo en la matriz coincidió con años en que el índice de humedad se encuentra por debajo del promedio. b) Índice de humedad (línea negra) durante la estación de crecimiento calculado a partir de los desvíos mensuales de precipitación (barra azul) y temperatura (barra roja). c) Número de series de árboles por matriz (negro) y remanentes de bosque (gris) utilizadas para realizar las cronologías. .28

**Figura 2.6.** Funciones de correlación mostrando correlaciones más negativas entre el crecimiento radial y la temperatura (panel izquierdo) y correlaciones más positivas con las precipitaciones (panel derecho) durante la estación previa para el ciprés creciendo en remanentes de bosque (barras grises) que para el ciprés creciendo en la matriz (barras negras). En el eje x se muestran los meses, donde el primer período Octubre-Mayo corresponde al año previo a la estación de crecimiento (estación previa) y el segundo período Octubre-Mayo corresponde a la estación actual de crecimiento (estación actual). Los asteriscos negros indican correlaciones significativas entre el crecimiento y el clima. ....30

**Figura 2.7.** La probabilidad de supervivencia de cipreses creciendo en grupo fue marginalmente mayor en posiciones topográficas elevadas (0 = pie de montaña, 1 = loma baja, 2 = loma media, 3 = loma alta, 4 = cima de la loma). Los puntos negros indican las observaciones y la curva es la ajustada por el modelo de regresión logística. ....32

**Figura 2.8.** La probabilidad de supervivencia de cipreses aislados fue significativamente mayor en exposiciones Este (valores negativos son exposiciones Oeste, cero indica exposiciones Norte y Sur y valores positivos son exposiciones Este). Los puntos negros indican las observaciones (perturbadas para poder verlas) y la curva es la ajustada por el modelo de regresión logística. ....32

**Figura 2.9.** Esquema que sintetiza los atributos físicos (arriba) y funcionales asociados (abajo) de los refugios de fuego. Las condiciones de alta cobertura de roca, elevación y exposición a condiciones climáticas, permiten una baja tasa de establecimiento, lo que repercute (al menos durante un período inicial post-fuego) en una baja densidad de la vegetación, es decir, menor carga de combustible. Esto genera que el fuego en los refugios sea de menor severidad, permitiendo la supervivencia de especies arbóreas sensibles al fuego. Asimismo, la menor densidad de vegetación (que también puede originarse por una baja cantidad de individuos sobrevivientes al fuego) permite que el agua y nutrientes que provienen de la esorrentía de la roca, estén disponibles para una menor cantidad de individuos lo que posibilita una mayor tasa de crecimiento de los

misimos. Todo esto es posible principalmente durante condiciones climáticas favorables (izquierda), las cuales aseguran la persistencia de las especies sensibles al fuego en los refugios. Sin embargo, durante condiciones climáticas sub-óptimas (i.e. años secos, derecha), una mayor demanda evaporativa produce una menor disponibilidad de agua en el suelo, lo que deviene en un déficit hídrico que genera menor crecimiento de los árboles y mayor vulnerabilidad a la sequía. Asimismo, la sequía y por ende la mayor cantidad de combustible seco, genera un aumento de la severidad del fuego, lo que podría atentar contra la supervivencia de las especies arbóreas sensibles y a la vez contra su persistencia en refugios. ....35

**Figura 3.1.** Esquema de la disposición de transectas radiales de 30 metros (líneas llenas) y de las transectas perpendiculares de 60 metros (líneas punteadas; únicamente representadas en la transecta derecha a modo de simplificación) a partir del polígono de individuos femeninos, el cual se encuentra esquematizado por el óvalo. La flecha punteada indica la posibilidad de extender la transecta 10 metros más en los casos en que encontré renuevos de ciprés en la transecta perpendicular de los 30 metros. Los números indican la distancia en metros a la cual se disponían las transectas desde el polígono. ....43

**Figura 3.2.** Representación espacial de la ubicación de plantas madre de ciprés (círculos negros) y renuevos (cuadrados verdes) en uno de los sitios de estudio en Cerro Catedral. El tamaño de los círculos es proporcional al área basal de la planta madre. Los cuadrados grises representan el área recorrida en busca de renuevos y plantas madre (vacíos cuando no se encontraron renovales). Las coordenadas son UTM (metros). ....44

**Figura 3.3.** Frecuencia relativa de la distancia (metros) entre las plantas madre y las parcelas con presencia de renuevos que fueron encontradas en cada uno de los siete sitios. Estas distancias fueron las utilizadas para estimar el kernel de probabilidad de dispersión de semillas de ciprés, considerando además la producción de semillas de cada madre y la distancia entre las plantas madre y las parcelas que no presentaban renuevos (que no están incluidas en esta figura). ....47

**Figura 3.4.** Probabilidad relativa de establecimiento de renuevos según (a) presencia de arbusto como protector, (b) presencia de detritos grandes como mantillo, (c) presencia de hojarasca, (d) presencia de hojarasca como mantillo y arbusto como protector, (e) presencia de detritos grandes y arbusto como protector, (f) presencia de hojarasca y detrito grande. Los puntos indican observaciones de presencia-ausencia (perturbadas para poder verlas) y las curvas son las estimadas por el modelo de regresión logística. 50

**Figura 3.5.** Densidad de probabilidad para los parámetros de escala ( $u$ ;  $m^2$ ) y forma ( $p$ ; sin unidades) del kernel de dispersión, y para el parámetro de capacidad reproductiva ( $b$ ; semillas por  $cm^2$  de área basal por año) de los individuos femeninos de ciprés. Las curvas representan las distribuciones previas y las barras las muestras de la posterior obtenidas mediante el cálculo Bayesiano aproximado. ....52



**Figura 3.6.** Función de probabilidad (kernel) de dispersión de una semilla de ciprés a partir de una planta madre (ubicada a 0 metros). La línea representa la función de probabilidad de dispersión calculada a partir del valor estimado de la posterior. El área en color gris representa el intervalo de credibilidad de la función de probabilidad estimada mediante cálculo Bayesiano aproximado.....52

**Figura 3.7.** Densidad de probabilidad para los parámetros de la ordenada al origen (sin ningún tipo de sustrato en el suelo ni dosel protector), presencia de arbustos, presencia de detrito grande y de hojarasca. La curva representa la distribución previa y las barras la posterior, obtenidas mediante el cálculo Bayesiano aproximado. ....54

**Figura 4.1.** Incremento de área basal promedio a lo largo del tiempo desde el fuego (año calendario) para: a) pares de rebrotantes (línea punteada) y cipreses (línea llena), y b) rebrotantes y cipreses creciendo en micrositio aislado (controles). Las flechas verticales negras indican el año del fuego (1919) y las horizontales indican el año desde el cual el número de muestras es mayor a 5. Las líneas verticales grises representan  $\pm$  SE. ....65

**Figura 4.2.** Incremento de área basal promedio a lo largo del tiempo desde el fuego (año calendario) para: a) cipreses creciendo aislados en el micrositio (control; línea punteada) y asociados con rebrotantes (línea llena), y b) especies rebrotantes aisladas en el micrositio (control) y asociadas a cipreses. Las flechas verticales negras indican el año del fuego (1919) y las horizontales indican el año desde el cual el número de muestras es mayor a 5. Las líneas verticales grises representan  $\pm$  SE. ....66

**Figura 4.3.** Incremento de área basal estimado (en escala logarítmica) a lo largo del tiempo desde el fuego para: a) rebrotantes (círculos vacíos y línea punteada) y cipreses (círculos negros y línea llena) creciendo en asociación (pares), y b) rebrotantes y cipreses creciendo aislados en el micrositio (controles). Las curvas representan la estimación por el modelo y los círculos son los datos observados. ....67

**Figura 4.4.** Incremento de área basal estimado (en escala logarítmica) a lo largo del tiempo desde el fuego para: a) cipreses creciendo en micrositio aislado (círculos vacíos y línea punteada) y en asociación con rebrotantes (círculos llenos y línea llena), y b) rebrotantes creciendo en micrositio aislado y en asociación con cipreses. Las curvas representan la estimación por el modelo y los círculos son los datos observados. ....68

**Figura 4.5.** Funciones de correlación entre el crecimiento anual y la temperatura mensual (panel izquierdo) y la precipitación mensual (panel derecho) para cipreses creciendo en asociación con rebrotantes (barras negras) y controles (barras blancas). Los meses se muestran en el eje x, donde el primer período (Octubre-Mayo) corresponde al año previo al crecimiento (estación previa) y el segundo período (Octubre-Mayo) corresponde a la estación de crecimiento actual (estación actual). Ambas estaciones de crecimiento se indican mediante el área sombreada del gráfico. Las correlaciones significativas se indican con asteriscos negros. ....70

**Figura 4.6.** Funciones de correlación entre el crecimiento anual y la temperatura mensual (paneles a la izquierda) y la precipitación mensual (paneles a la derecha) para: a) *M. boaria*, b) *N. antarctica*, c) *D. juncea* en asociación con ciprés (barras negras) y controles (barras blancas). Los meses se muestran en el eje x, donde el primer período (Octubre-Mayo) corresponde al año previo al crecimiento (estación previa) y el segundo período (Octubre-Mayo) corresponde a la estación de crecimiento actual (estación actual). Ambas estaciones de crecimiento se indican mediante el área sombreada del gráfico. Las correlaciones significativas se indican con asteriscos negros. .... 71

**Figura 5.1.** El factor de sitio total (FST) aumentó en 2012 con respecto a 2011 en las parcelas del tratamiento moderado de raleo y disminuyó en 2014 bajo el mismo tratamiento. Los tratamientos de raleo están representados por los colores blanco (0 % área basal raleada), gris (25 % área basal raleada) y negro (50 % área basal raleada). La línea horizontal del gráfico de caja y bigotes representa la mediana, la caja es la distribución del 50 % de los datos, mientras que los bigotes representan  $\pm 1,5$  \* el rango intercuartil. Los puntos son outliers. .... 85

**Figura 5.2.** El número de tallos secundarios nuevos en laura fue mayor en el tratamiento moderado (25 % raleo del área basal) con respecto al control (0 % área basal). Los tratamientos de raleo se representan por los colores blanco (0 % área basal), gris (25 % área basal) y negro (50 % área basal). La línea horizontal del gráfico de caja y bigotes representa la mediana, la caja es la distribución del 50 % de los datos (rango intercuartil), mientras que los bigotes representan  $\pm 1,5$  \* el rango intercuartil. .... 86

**Figura 5.3.** La diferencia en la riqueza (número de especies arbustivas) entre 2014 y 2011 fue menor significativamente bajo el tratamiento de raleo moderado (25 % área basal raleada) respecto al tratamiento control (0 % áreas basal raleada). Los tratamientos de raleo se representan por los colores blanco (0 % raleo), gris (25 % raleo) y negro (50 % raleo). La línea horizontal del gráfico de caja y bigotes representa la mediana, la caja es la distribución del 50 % de los datos (rango intercuartil), mientras que los bigotes representan  $\pm 1,5$  \* el rango intercuartil. .... 88

**Figura 5.4.** La diferencia en la abundancia de arbustivas (número de individuos) entre 2014 y 2011 disminuyó debido a los incrementos en el Factor de Sitio Total (FST) de 2012. Los puntos son los datos observados y la recta es la estimada por el modelo lineal generalizado utilizado para analizar los datos. .... 89

**Figura 5.5.** La abundancia por especie arbustiva (número de individuos) entre 2011 (rayado diagonal) y 2014 (liso blanco). *Maytenus chubutensis* (Mc), *Schinus patagonicus* (Sp), *Aristotelia chilensis* (Ac), *Maytenus boaria* (Mb), *Berberis buxifolia* (Bb), *Berberis darwini* (Bd), *Lomatia hirsuta* (Lh), *Myoschilos oblongum* (Mo), *Rosa rubiginosa* (Rr), *Azara microphylla* (Am), *Gaultheria mucronata* (Gm), *Berberis serratodentata* (Bsd), *Colletia hystrix* (Ch), *Baccharis magellanica* (Bm), *Baccharis obovata* (Bo), *Ribes sp.* (Rsp), especies no identificadas (xx, F y aa). .... 90

## INDICE DE FOTOS

**Foto 2.1.** Remanente de bosque de ciprés en el área de Lago Gutiérrez, quemada en 1999. Se puede observar en el centro y a la izquierda de la foto, árboles vivos de ciprés dispersos y asociados a afloramientos rocosos. También se pueden observar árboles de ciprés muertos en pie. La matriz se encuentra dominada por especies arbustivas rebrotantes alrededor del remanente. Material muerto por el fuego todavía se puede observar en algunos individuos arbustivos de la matriz (en la parte inferior de la foto).15

**Foto 2.2.** Remanente de fuego en las cercanías del Cerro Tronador, un área quemada en 1919. Los árboles sobrevivientes de ciprés pueden identificarse por su forma cónica y grandes copas en el medio de la foto. Individuos más jóvenes de ciprés, originados luego del fuego, probablemente dispersados a partir de los árboles sobrevivientes, también pueden observarse en el centro y hacia la izquierda de la foto. Estos tienen un color verde más claro y forma cónica. Especies arbustivas se pueden observar intercaladas entre los árboles de ciprés. Esta foto contrasta altamente con la foto 2.1 ya que se puede ver como con casi 100 años de ocurrido el fuego, el remanente de bosque de ciprés ya casi no se puede divisar a campo, dado por el gran desarrollo de la matriz, tanto de árboles como especies arbustivas. .... 17

**Foto 2.3.** En esta foto se puede observar el fuste de un típico árbol de ciprés que compone los remanentes de bosque en áreas quemadas hace más de 100 años. La marca triangular en el fuste es una cicatriz de fuego. Además se observa que el fuste es de gran diámetro y la corteza esta avejentada. .... 18

**Foto 3.1.** Individuos femeninos de ciprés en un refugio de la zona de Catedral. Se pueden observar los conos contrastantes en sus copas.....42

**Foto 3.2.** Renuevos de ciprés creciendo sobre un mantillo de hojarasca de ciprés. ....45

**Foto 4.1.** En esta foto se puede observar a modo de ejemplo cómo se conformaban los pares ciprés (derecha)-arbusto (izquierda), donde la especie arbustiva *M. boaria* si bien es rebrotante, tiene porte arbóreo dado el tiempo que transcurrió desde el último fuego y la competencia por luz. Asimismo, se puede observar la distancia que en general separaba a los individuos del par. Este par no fue utilizado en el muestreo ya que la especie arbustiva tiene menor diámetro que el ciprés, pero se puede observar la distancia que usualmente separaba los pares utilizados en este trabajo. ....62

**Foto 5.1.** Individuo de laura en el que se puede observar cómo se marcaba con un precinto azul plástico numerado en la base para seguir el crecimiento en el tiempo. Además se pueden observar las cintas de colores colocadas en las bases con las que identificaba a cada tallo principal y secundario. .... 80

**Foto 5.2.** Foto hemisférica en la que se puede ver el contraste entre el cielo y la vegetación. ....81

**Foto 5.3.** Ejemplo de una parcela del tratamiento de raleo intensivo en el 2011 inmediatamente después del raleo, donde se observan los individuos de laura marcados y la estaca central de la parcela. Se observa que el sotobosque posee baja cobertura vegetal en general.....82

## RESUMEN

### **Refugios de fuego de *Austrocedrus chilensis* y su función en la expansión del bosque sobre el matorral en el noroeste de la Patagonia**

El fuego modula la dinámica de la vegetación, favoreciendo distintas estrategias de persistencia y recolonización. Especies de reproducción obligada por semilla dependen de características ambientales para persistir, como de refugios los cuales tienen atributos biofísicos que disminuyen la severidad del fuego, permitiendo su supervivencia y dispersión post-fuego. Mientras que hay especies que mediante órganos de reserva pueden persistir y rebrotar. El objetivo de esta tesis es desarrollar y validar un modelo conceptual de dinámica sucesional entre comunidades vegetales de distinta historia de vida en paisajes propensos al fuego. En el noroeste de Patagonia, matorrales rebrotantes y bosques de *Austrocedrus chilensis* (ciprés) responden diferencialmente al fuego generando un ciclo sucesional. Estudié características de remanentes de ciprés, su potencial de dispersión hacia la matriz y las interacciones entre rebrotantes y ciprés en el tiempo. Encontré que los remanentes de ciprés ocurren en refugios donde la alta relación roca/vegetación disminuiría la severidad del fuego. Los cipreses revelaron mayor crecimiento en refugios que en la matriz, aunque exhibieron severas reducciones durante años secos. Este compromiso entre supervivencia al fuego y vulnerabilidad a la sequía implicaría que la funcionalidad de los refugios podría reducirse ante incrementos en la severidad de estos eventos. La dispersión de semillas de ciprés desde refugios presentó un kernel de cola gorda, indicando posibilidad de dispersión a largas distancias y rápida expansión. Aunque el establecimiento de plántulas de ciprés incrementó ante la presencia de rebrotantes, el posterior crecimiento del ciprés estuvo suprimido por al menos 15 años hasta que superaron la competencia de las rebrotantes. Los refugios de fuego son clave para la persistencia y recolonización del ciprés, pero la competencia con las rebrotantes en la matriz estaría enlenteciendo el proceso sucesional, lo que podría aumentar la probabilidad de incendio y modificar el curso sucesional hacia un estadio dominado por rebrotantes.

**Palabras clave:** historia de vida, rebrotantes, reproducción obligada por semilla, persistencia, dispersión, dinámica de interacciones, crecimiento, roqueríos, sequía, variabilidad climática.

## ABSTRACT

### ***Austrocedrus chilensis* fire refuges and their role in the expansion of forest over shrubland in northwest Patagonia**

Fire shapes vegetation dynamics favoring different persistence and recolonization strategies. Obligate seeders depend on environmental characteristics to persist, like fire refuges which are characterized by biophysical attributes that reduce fire severity, thus allowing their survivorship and post-fire seed dispersal. On the other hand, resprouters rely on belowground storage structures to persist and recover after fire. The general aim of this thesis is to develop and validate a conceptual model of successional dynamics of plant communities with different life-history traits in fire-prone landscapes. In northwest Patagonia, resprouting shrubs and *Austrocedrus chilensis* trees (obligate seeders) respond differently to fire and take part in a successional cycle. I studied attributes of *A. chilensis* remnants that survived fire, their seed dispersal potential to the surrounding matrix and the interaction between *A. chilensis* and resprouter shrub species along time. I found that *A. chilensis* remnants are the result of fire refuges where high rock to vegetation ratios may reduce fire severity, allowing survivorship. *A. chilensis* within refuges showed higher growth rates than those growing within the matrix, but displayed severe reductions in growth during dry years. This trade-off between fire survival and vulnerability to drought may imply that fire refuges could reduce their functionality under increasing drought and fire severity. *A. chilensis* seed dispersal from refuges presented a fat tailed kernel, meaning long distance dispersal probability and high expansion rates. Although *A. chilensis* seedling establishment was increased by resprouters' presence, obligate seeders' growth was suppressed for at least 15 years until they overcome competition by resprouters and ended suppressing resprouters' growth. Fire refuges play a key role for *A. chilensis* persistence and recolonization; however, competition with resprouters in the matrix may be slowing down the successional process, which may probably increase fire probability and modify the course of succession to a resprouters dominated stage.

**Key words:** life-history traits, resprouters, obligate seeders, persistence, seed dispersal, interaction dynamics, growth, rocky outcrops, drought, climate variability.

# **CAPITULO I**

## **Introducción general**

### **1.1. Disturbios naturales y resiliencia**

Un disturbio es un evento relativamente discreto en el tiempo, que afecta a un ecosistema o comunidad y modifica la disponibilidad de recursos, sustrato o el ambiente físico (Pickett y White 1985). Los disturbios son procesos intrínsecos de la dinámica de muchas comunidades vegetales (White 1979), por lo tanto cambios en el régimen de disturbios necesariamente alterarán procesos sucesionales, lo que consecuentemente puede afectar la persistencia, abundancia y distribución de las especies en el paisaje. En este sentido, cobra vital importancia la resiliencia de las comunidades vegetales, considerando a la resiliencia como la capacidad de recuperación de la vegetación a través de su regeneración a un nivel de abundancia similar al que tenía previo al disturbio (Enright et al. 2014). En este sentido, comunidades que tienen la capacidad de recuperarse más rápidamente serían más resilientes.

La resiliencia de un ecosistema depende en parte de la existencia de legados (Turner 2010), tales como remanentes de vegetación o estructuras (semillas, órganos de reserva, etc.) que persistan al disturbio y permitan su recuperación una vez finalizado el mismo (Bengtsson et al 2003). La vegetación remanente puede originarse debido a factores determinísticos, es decir por atributos físicos de un sitio (topografía, sustrato, etc.) que permiten que sea menos afectado por el disturbio. Asimismo, un remanente puede originarse por factores estocásticos, que influyen en el comportamiento del disturbio, como las condiciones climáticas durante el evento, las cuales determinarán por ejemplo su severidad (i.e. el nivel de impacto del disturbio en el sistema (Bond y Keeley 2005)). Poder establecer si los remanentes se asocian a características físicas del paisaje es clave para determinar la capacidad de resiliencia de las comunidades vegetales. Remanentes asociados a sitios que determinísticamente permiten la supervivencia de individuos, podrían incrementar la capacidad de recuperación y la persistencia de comunidades vegetales sensibles a disturbios. En los últimos años ha habido un incremento en el interés del papel ecológico que cumplen los refugios; es decir, de sitios que mediante su estructura o procesos que ocurren en él, proveen de protección espacial y/o temporal a un organismo frente a disturbios de diversa naturaleza (Keppel y Wardell-Johnson 2012). Se puede clasificar a los refugios según la escala espacio-temporal del disturbio (Mackey et al. 2012). Hay sitios que ejercen protección de eventos que ocurren a escala global y asociados a cambios climáticos, funcionando como refugio por miles de años (Bennett y Provan 2008, Stewart et al. 2010, Dobrowsky 2011). Por otro lado, hay sitios que protegen de disturbios que ocurren a escala regional como sequías, fuegos e inundaciones, funcionando como refugio por días y años (Keppel et al. 2012, Mackey et al. 2012). Producto del cambio climático se ha proyectado un incremento en los eventos de sequía, por lo que se espera un aumento en los procesos de mortalidad de bosques y un incremento en la extensión y severidad de los fuegos en las regiones propensas a este disturbio (Flannigan et al. 2009, Allen et al. 2010, IPCC 2014). Por lo tanto, es de extrema importancia comprender la capacidad de resiliencia de las comunidades vegetales que habitan paisajes afectados por fuego y sequías.

### **1.2. Historias de vida, mecanismos de persistencia de las especies y refugios**

En paisajes propensos al fuego, las características de historia de vida que representan las principales estrategias de persistencia de las especies son la capacidad de rebrotar y la reproducción obligada por semilla (Pausas et al. 2004). Las especies rebrotantes tienen la capacidad de reproducirse de manera vegetativa a partir de



rizomas, yemas localizadas en las raíces y tallos, entre otros órganos (Pausas et al. 2004). Es decir que su modo de persistencia es vegetativo mediante estas estructuras (frecuentemente sub-superficiales) que pueden sobrevivir al fuego y permanecer viables hasta que las condiciones sean favorables para rebrotar (Bond y Midgley 2001). Esto las convierte en comunidades muy resilientes al fuego, dado que su recuperación post-disturbio a partir del rebrote es muy rápida (Enright et al. 2014). Estas especies también se reproducen por semilla, sin embargo ese mecanismo no es tan eficiente ni tan frecuente, dado que priorizan el destino de los recursos a los órganos de reserva (Keeley 1977, Chapin et al. 1990, Iwasa y Kubo 1997). Por otro lado, las especies que se reproducen de manera obligada por semilla son no-rebrotantes, es decir que al carecer de estructuras de supervivencia subterráneas, dependen exclusivamente de la producción de semillas para su regeneración. Hay algunas especies de reproducción obligada por semilla que cuentan con un modo de persistencia asociado principalmente a la capacidad de formar bancos de semillas en el suelo que pueden sobrevivir al fuego (Keeley y Fotheringham 2000, Pausas et al. 2004). Sin embargo, hay especies que se reproducen de manera obligada por semilla que no tienen la capacidad de formar bancos en el suelo. Esto genera que dichas especies sean más sensibles al fuego, dependiendo de factores ajenos a los individuos para persistir, como las características biofísicas del ambiente que modifican la severidad del fuego permitiendo la supervivencia de algunos individuos que funcionan como fuentes de semillas post-fuego (aunque hay especies que además tienen atributos que las hacen más resistentes al fuego como cortezas gruesas, Ryan 2002). De este modo, las especies que se reproducen de manera obligada por semilla son menos resilientes que las rebrotantes, ya que su recuperación es lenta al depender de mayor cantidad de mecanismos, como la producción de semillas, la dispersión y su establecimiento exitoso. Aunque las especies sensibles sobrevivan y persistan al fuego frecuentemente por estar asociadas a características del ambiente, esta capacidad de persistencia generalmente no es considerada como una estrategia o mecanismo *per se* (Pausas et al. 2004).

Existen sitios en el paisaje, donde las condiciones físicas (posición topográfica y sustrato) reducen la cantidad de material combustible (i.e. vegetación), por lo que son afectados con menor frecuencia y/o menor severidad por fuegos que la matriz circundante, permitiendo la persistencia de especies sensibles y especialmente la persistencia de especies que se reproducen de manera obligada por semilla (Camp et al. 1997, Wood et al. 2011, Robinson et al. 2013, Leonard et al. 2014). Estos sitios son denominados refugios de fuego, que además de otorgar protección (supervivencia a un evento de fuego) y persistencia (supervivencia a múltiples eventos de fuego), también funcionan como fuentes de semillas luego de finalizado el disturbio, lo que permite la posterior recolonización y expansión de las especies sensibles al fuego en el paisaje. Los trabajos sobre refugios de fuego se han focalizado en describir sus características biofísicas (Camp et al. 1997, De Long y Kessler 2000, Meyn y Feller 2006, Schwillk y Keeley 2006, Mackey et al. 2012); sin embargo, son escasos los que estudiaron atributos funcionales, tales como su capacidad de otorgar protección, persistencia y dispersión post-disturbio (Elmqvist et al. 2001, Keeton y Franklin 2005, Ordóñez et al. 2005). Ante las perspectivas del incremento en la severidad y extensión de sequías y fuegos (Flannigan et al. 2009, IPCC 2014), el papel que juegan los refugios de fuego es clave para la persistencia de especies que se reproducen de manera obligada por semilla, por lo que conocer el funcionamiento de estos sitios cobra gran importancia. En este sentido, dos aspectos altamente relevantes y originales de esta tesis son, por un lado el estudio del funcionamiento de los refugios de fuego, es decir de su capacidad de brindar

protección y otorgar persistencia a especies sensibles a este disturbio, al igual que su potencial como centros de dispersión. Por otro lado, mediante esta tesis se propone considerar a los refugios formalmente como otro de los mecanismos de persistencia para especies que se reproducen de manera obligada por semilla.

### **1.3. Sucesión post-disturbio: la importancia de las interacciones entre especies de distinta historia de vida y la composición inicial de una comunidad**

La historia de vida de las especies influye en el curso de una sucesión post-disturbio. Como las especies que se reproducen de manera obligada por semilla dependen de la producción de semillas, la dispersión y el establecimiento exitoso de las plántulas, su recolonización es generalmente más lenta que la de especies rebrotantes. Las especies arbustivas rebrotantes en etapas iniciales post-disturbio tienen una ventaja competitiva, dada su capacidad de rápida re-vegetación, lo que termina influyendo en las interacciones inter-específicas del curso sucesional. El abundante rebrote podría facilitar (o inhibir) a especies que ingresan posteriormente en la sucesión por dispersión. Existen modelos que han contribuido a comprender el mecanismo de dispersión por viento y estimar distancias de dispersión de semillas desde la planta madre, considerando la capacidad reproductiva (i.e. producción de semillas) de las plantas y su ubicación espacial (Ribbens et al. 1994, Nathan et al. 2000, Schurr et al. 2008, Thompson y Katul 2008). Sin embargo, no existen trabajos que hayan utilizado modelos para estimar el potencial de dispersión de los refugios. Contar con un modelo permitiría además estimar tasas de expansión, que tiene mucha influencia en la dinámica del curso sucesional.

A lo largo de la sucesión, interacciones de facilitación y competencia entre especies de distinta historia de vida pueden variar en importancia (Callaway y Walker 1997). Los factores que pueden determinar si la interacción predominante es de facilitación o competencia pueden ser la etapa del ciclo de vida de las especies, la densidad de la vegetación y el stress abiótico, entre otros (Callaway y Walker 1997). Todos estos factores pueden variar durante el curso sucesional y por ende generar cambios en las interacciones en el tiempo. Sin embargo, el cambio temporal en las interacciones no impide que las especies coexistan durante todo el ciclo sucesional. Acorde a Egler (1954), el curso sucesional puede desarrollarse mediante la composición de especies que se encuentra desde el inicio de la sucesión (“initial floristics”). Es decir que, según este modelo, las especies coexisten en distintos estados (semilla, dominante, suprimido, etc.) en todas las etapas sucesionales, pero va cambiando la dominancia de cada una a lo largo de la sucesión según la disponibilidad de recursos. Por lo tanto, cobran vital importancia los mecanismos de persistencia y tolerancia a la alta y baja disponibilidad de recursos en estadios sucesionales iniciales y avanzados, respectivamente (Connell y Slatyer 1977). Qué especies son dominantes y cuáles persisten en forma latente en cada etapa sucesional dependerá directamente de la historia de vida de cada una. Principalmente en comunidades dominadas por especies longevas, los cambios temporales en las interacciones han sido poco estudiados, dado que requiere de estudios de muy largo plazo (pero ver Callaway 1998 y Sthultz et al. 2007). Uno de los aspectos más originales de esta tesis es el estudio de la interacción entre especies longevas de distinta historia de vida (arbustivas rebrotantes vs. arbórea de reproducción obligada por semilla) a lo largo del tiempo en una sucesión post-fuego. Otro aspecto relevante es la utilización de un modelo de dispersión para estimar el potencial de los refugios como fuente de semillas.

#### 1.4. Características generales del noroeste de la Patagonia

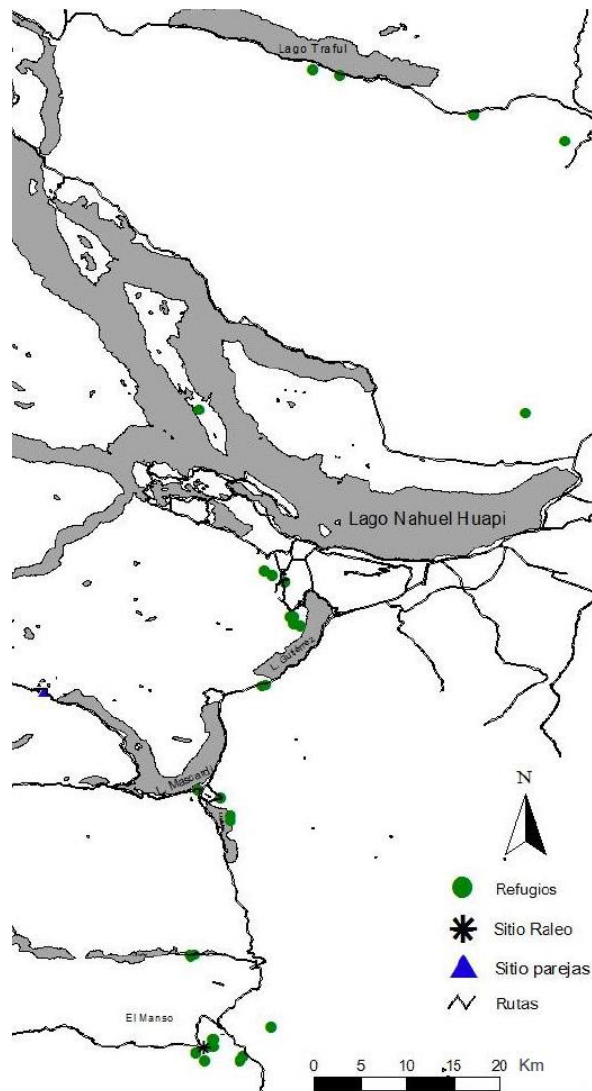
La región del noroeste de la Patagonia se caracteriza por un gradiente de precipitación Oeste-Este que declina desde los 3000 mm medios anuales en los Andes hasta menos de 500 mm medios anuales en la zona esteparia al Este. El 60% de la precipitación anual cae durante fines del otoño y el invierno (Mayo a Agosto) y el 90% de los fuegos ocurren durante la temporada seca y cálida de fines de primavera y el verano (Octubre a Marzo) (Kitzberger et al. 1997). El gradiente altitudinal comienza desde más de 2000 m en los Andes hasta los 700 m en el Este en la estepa. La fuerte caída en las precipitaciones y la altura, asociado a los cambios en la temperatura, modula la composición de la vegetación a lo largo de este gradiente. En el Oeste, entre los 1100 y 1200 m, bosques deciduos de *Nothofagus pumilio* dominan el área. Entre los 800 y 1100 m de altura, el bosque húmedo está dominado por bosques siempre verdes de *Nothofagus dombeyi*, *Laureliopsis philippiana*, *Saxegothaea conspicua* y *Dasyphyllum diacanthoides* y con sotobosque de *Chusquea culeou*. Además, se encuentran individuos dispersos de *Austrocedrus chilensis*, pero en zonas donde *N. dombeyi* no es dominante como en afloramientos rocosos. En posiciones más bajas y de precipitación menor a 2000 mm anuales, el área central se compone de bosques méxicos monoespecíficos de *N. dombeyi* con sotobosque de *Chusquea culeou*, mientras que un poco más hacia el Este *A. chilensis* ya se encuentra en mayor densidad y conforma bosques mixtos con *N. dombeyi*. El sotobosque es menos denso ya que hay menor cobertura de *Chusquea culeou* y aumenta la cobertura de especies arbustivas como *Aristotelia chilensis* y *Lomatia hirsuta*. En zona de precipitaciones menores a los 1200 mm anuales se pueden encontrar bosques puros de *A. chilensis* (Dezzotti y Sancholuz 1991). En el ecotono con la estepa, *A. chilensis* forma bosques relativamente abiertos con sotobosque compuesto por pastos y arbustos pequeños como *Discaria articulata*. En zonas de precipitaciones que rondan los 800 mm anuales se pueden encontrar bosques marginales de *A. chilensis* y ya completamente en la estepa, con precipitaciones entre 600 y 300 mm anuales, existen bosquetes de *A. chilensis* de baja densidad que se sitúan frecuentemente en roqueríos (Pastorino y Gallo 2004). Además, entre los 900 y 1200 m, en la zona intermedia del gradiente de precipitación, *Nothofagus antarctica* forma matorrales densos y altos conjuntamente con otras especies arbustivas como *Schinus patagonicus*, *Embothrium coccineum*, *Diostea juncea*, *Maytenus boaria* y *Chusquea culeou*. Principalmente *N. antártica*, también compone las áreas que no son edáficamente aptas para los bosques de *A. chilensis* y *N. dombeyi*, como fondos de valle, a lo largo de cursos de agua y sitios relativamente xéricos transicionales hacia la estepa (Veblen et al. 2003). Particularmente los bosques de *A. chilensis* se distribuyen de manera discontinua por Chile y Argentina entre los 32° 39' S y los 43° 44' S a lo largo de una línea recta de 1230 km de distancia (Pastorino et al. 2006). La distribución con mayor continuidad se encuentra en las provincias de Río Negro y Chubut. El bosque de *A. chilensis* ocupa 47.157 ha en Chile (CONAF 2011) y 141.000 ha en Argentina (Bran et al. 2002).

#### 1.5. Sistema de estudio

Esta tesis se centra en la sección Andina de la provincia de Río Negro, región del noroeste de la Patagonia, específicamente dentro del Parque Nacional Nahuel Huapi y la cuenca de El Manso, la cual limita con el extremo Sur del Parque (Figura 1.1). La región ha sido históricamente afectada por fuego, siendo este disturbio el que modula con mayor importancia la dinámica de la vegetación (Veblen et al. 2003). El fuego es un disturbio omnipresente en los registros paleoambientales (Veblen et al. 1999, Whitlock

et al. 2006, Veblen et al. 2008) y ha sido documentado desde fines del siglo XVIII, asociado a variabilidad climática, la ignición por pueblos nativos y la incidencia de rayos (Kitzberger et al. 1997). Posteriormente, desde fines del siglo XIX hasta la actualidad, los incendios siguieron ocurriendo, aunque asociados principalmente a la actividad antrópica (quema de bosques para actividades agrícola-ganaderas), lo que generó una importante retracción de los bosques y una expansión de matorrales compuestos por especies arbustivas rebrotantes (Veblen et al. 2003). A pesar de la importante actividad de fuegos pasados *Austrocedrus chilensis* ((D. Don) Pic. Serm. y Bizarri, Cupressaceae), vulgarmente llamado ciprés de la cordillera (en adelante “ciprés”), una especie arbórea nativa relativamente sensible al fuego, ha persistido en el paisaje encontrándose incluso durante el último siglo en un franco proceso de expansión (Gowda et al. 2012). Este fenómeno aparentemente paradójico podría explicarse por la presencia de remanentes de bosque sobreviviente al fuego que habría permitido la expansión del bosque de ciprés luego de los fuegos (Veblen y Lorenz 1988, Kitzberger y Veblen 1999). Aun así no es claro si estos remanentes tienden a formarse en sitios particulares (refugios) o alternativamente ocurren por procesos estocásticos de variabilidad espacial en la severidad de fuego en el paisaje. A pesar que las glaciaciones también han afectado la dinámica de la vegetación y han sido documentados refugios de dicho evento que habrían permitido la supervivencia de esta conífera y determinado su variabilidad genética (Pastorino et al. 2004, Pastorino y Gallo 2009), estos refugios funcionan a escalas temporales y espaciales mayores a las que considero en esta tesis, por lo que me focalizaré únicamente en refugios de fuego (Mackey et al. 2012).

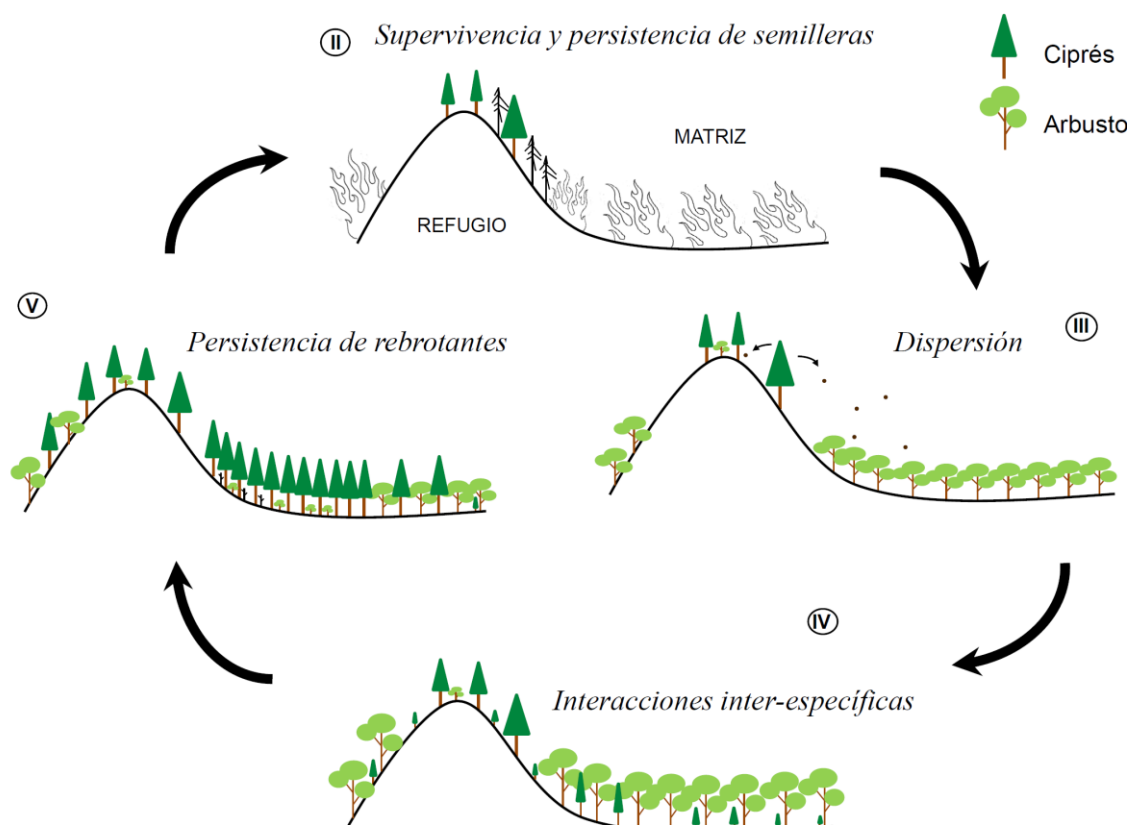
La dinámica de expansión-retracción entre el bosque de ciprés y el matorral es modulada por los eventos de fuego y podría ser explicada a partir de la historia de vida de estos dos tipos de vegetación. El ciprés es una especie de reproducción obligada por semilla que conforma bancos de suelo transitorios, es decir que las semillas no permanecen vivas en el suelo por más de un año (Urretavizcaya y Defossé 2004). Por lo tanto, el ciprés depende de factores externos al individuo (determinísticos o estocásticos) para su persistencia y posteriormente de la producción de semillas y de su dispersión por viento para reproducirse (Nuñez y Rovere 2005). Las semillas del ciprés necesitan de micrositios particulares para germinar y establecerse, generalmente en sitios donde haya protección frente a la luz solar directa y a la herbivoría (Gobbi y Schlichter, 1998, Raffaele y Veblen 1998, Relva y Veblen, 1998, Kitzberger et al. 2000). En cambio, las especies del matorral (como *Schinus patagonicus*, *Lomatia hirsuta* y *Nothofagus antarctica*, *Chusquea culeou* entre otras) son heliófilas y rebrotantes, que generan órganos de reserva como rizomas o yemas radiculares, los que permiten su persistencia y posterior rebrote (Raffaele y Veblen 1998). De este modo, luego de la ocurrencia de un fuego, estas son las primeras en emerger, generando micrositios favorables para la posterior emergencia y establecimiento del ciprés (Gobbi y Schlichter 1998, Raffaele y Veblen 1998, Kitzberger et al. 2000). Estos contrastantes mecanismos de persistencia y recolonización directamente asociados a su historia de vida, permiten el desarrollo de un ciclo sucesional post-fuego entre el ciprés y las especies arbustivas rebrotantes del matorral.



**Figura 1.1.** Mapa mostrando la región de estudio. Los puntos verdes representan los refugios documentados en esta tesis (capítulo II), los cuales incluye los refugios de Lago Gutiérrez y Catedral que también son los sitios de estudio del capítulo III. El asterisco negro indica el sitio donde se realizó el raleo (capítulo V) y el triángulo azul representa el sitio de estudio del capítulo IV.

## 1.6. Estructura de la tesis

El objetivo general de la tesis es desarrollar y validar un modelo conceptual de dinámica sucesional entre comunidades vegetales de distinta historia de vida, rebrotantes y de reproducción obligada por semilla, en paisajes propensos al fuego. Para ello confeccioné un modelo conceptual que sintetiza la dinámica sucesional post-fuego entre el ciprés y las especies arbustivas rebrotantes del matorral (Figura 1.2). El modelo está basado en información previamente documentada (mucho de la cual cito en la sección anterior) y a la vez se conforma de distintas hipótesis que me he planteado en mi tesis y que pongo a prueba en cada capítulo. Según este modelo, el ciprés y las especies arbustivas rebrotantes permanecen en todos los estadios sucesionales a través de sus mecanismos de persistencia, pero su dominancia depende de la interacción entre el tiempo desde el fuego, la disponibilidad de recursos y las interacciones intra e inter-específicas.



**Figura 1.2.** Esquema que sintetiza el modelo conceptual de dinámica sucesional entre el bosque de ciprés (estrategia de reproducción obligada por semilla) y el matorral (estrategia de reproducción rebrotante) que intento validar en esta tesis. Cada etapa sucesional representa un capítulo de esta tesis (números romanos corresponden con la numeración de los capítulos). II) El fuego afecta con menor severidad al refugio, por lo que permite la supervivencia de algunos individuos de ciprés. El bosque persiste en el refugio. III) El refugio funciona como fuente de semillas hacia la matriz, a partir de la dispersión por viento desde los árboles de ciprés sobrevivientes. Las especies arbustivas rebrotan vigorosamente. IV) Las especies arbustivas rebrotantes facilitan el establecimiento de renuevos de ciprés en la matriz. Los cipreses ya establecidos comienzan a competir por luz con las rebrotantes. V) El bosque de ciprés se densifica y suprime a las arbustivas rebrotantes, una vez que las supera en altura. Las especies arbustivas rebrotantes persisten en el sotobosque del cipresal. La persistencia de las arbustivas rebrotantes se prolonga hasta la ocurrencia de un nuevo evento de fuego que reinicia el ciclo sucesional entre el bosque de ciprés y el matorral. Los procesos estudiados en cada capítulo de la tesis están en letra cursiva. Las flechas implican un aumento en el tiempo desde la ocurrencia del fuego.

A continuación enumero los capítulos con resultados originales que componen la tesis, incluyendo sus objetivos específicos e hipótesis.

## Capítulo II

En este capítulo me centro en el estudio de los refugios de fuego, identificando sus atributos bióticos y abióticos y evaluando su funcionalidad. Los aspectos funcionales de los refugios no han sido considerados en la literatura científica. En este capítulo me focalizo en determinar cómo los atributos biofísicos de los refugios explican la persistencia y supervivencia a múltiples eventos de fuego de una especie que se reproduce de manera obligada por semilla y que es sensible a este disturbio. Asimismo, estudio el crecimiento de los árboles en estos sitios, lo que contribuye a

entender su funcionamiento, ya que el crecimiento es (en gran parte) función de atributos del sitio como la disponibilidad de agua y nutrientes, la que varía según procesos que hacen a la funcionalidad del sitio como la tasa de ciclado, las condiciones climáticas, entre otros. Por lo tanto, el objetivo de este capítulo es determinar si los remanentes de bosque de ciprés que quedan luego del fuego son producto de refugios e identificar si sus atributos biofísicos explican la persistencia y supervivencia de cipreses al fuego (Figura 1.2., II). La hipótesis asociada a este objetivo es:

*Hipótesis 2.1.* Los remanentes post-fuego de bosques de ciprés se originan producto de refugios determinísticos, es decir sitios fijos en el paisaje, que difieren de la matriz circundante en atributos biofísicos, como la cobertura de roca y la posición topográfica, y funcionales, como la capacidad de ejercer protección, permitiendo la supervivencia de cipreses a partir de la reducción en la severidad del fuego.

### **Capítulo III**

En este capítulo me focalizo en el estudio del potencial de los refugios como fuentes de semillas post-fuego de especies que dependen de este mecanismo para la recolonización. La dispersión es un mecanismo que permite el movimiento de especies vegetales en el paisaje. Este mecanismo es de mayor importancia en las especies que se reproducen por semilla de manera obligada y que habitan paisajes propensos a disturbios de mediana a gran escala, como los fuegos. En este caso, el estudio del potencial de dispersión desde los refugios cobra vital importancia. Por ello, el objetivo de este capítulo es estudiar la dinámica de expansión post-fuego del bosque de ciprés desde remanentes de bosque en refugios (Figura 1.2., III), haciendo foco en los procesos de dispersión y establecimiento. Los objetivos específicos son caracterizar el kernel de dispersión de semillas de ciprés, determinar la capacidad de dispersión a larga distancia y establecer qué factores afectan la probabilidad de establecimiento de renuevos de ciprés.

### **Capítulo IV**

En este capítulo me focalizo en el estudio de la dinámica de interacciones de plantas de historias de vida contrastantes en el tiempo. Los estudios temporales representan un importante desafío para la ecología, ya que existen procesos que ocurren en una escala temporal que es imposible abarcar. Esto limita la comprensión de procesos dinámicos como las interacciones inter-específicas que integran una sucesión. Sin embargo, hay herramientas retrospectivas que permiten el estudio de procesos de largo plazo. El objetivo de este capítulo es estudiar la dinámica de interacción entre especies leñosas arbustivas rebrotantes y árboles de ciprés (Figura 1.2., IV) a lo largo del tiempo desde el fuego, mediante un análisis de sus patrones de crecimiento. La hipótesis asociada a este objetivo es:

*Hipótesis 4.1.* Las especies arbustivas rebrotantes facilitan el crecimiento de las plántulas de ciprés durante la etapa inicial post-fuego, a través de la protección frente a condiciones ambientales adversas; sin embargo, la interacción se torna de competencia cuando el ciprés se establece, ya que la luz se convierte en un factor limitante. Posteriormente, en etapas avanzadas post-fuego, el ciprés supera el dosel arbustivo e inhibe el crecimiento de las rebrotantes por sombreo.

## Capítulo V

Este capítulo se centra en el estudio de estadios avanzados de la sucesión post-fuego, en los que se puede evaluar si especies que eran dominantes en etapas tempranas, siguen estando presentes en forma latente o suprimida. La historia de vida de las especies y su capacidad de tolerar los disturbios, determinan su persistencia y consecuentemente, el curso sucesional. Por lo tanto, para cerrar el ciclo sucesional post-fuego entre el bosque de ciprés y el matorral, el objetivo de este capítulo es determinar mediante qué mecanismos las especies arbustivas rebrotantes persisten en el sotobosque cuando el ciprés domina el estrato superior en alta densidad (Figura 1.2., V). Las hipótesis asociadas a este objetivo son:

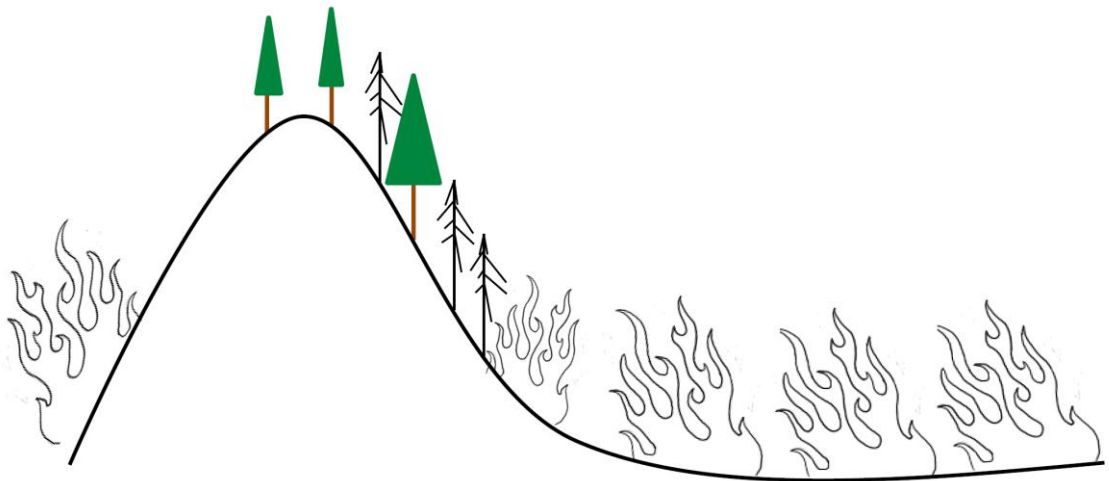
*Hipótesis 5.1.* Las especies arbustivas rebrotantes persisten en el sotobosque de cipresales densos por un mecanismo de tolerancia a la competencia por luz, mediante el cual priorizan el destino de los recursos hacia los órganos de reserva sub-superficiales.

*Hipótesis 5.2.* Las especies arbustivas rebrotantes persisten en el sotobosque de cipresales densos mediante la formación de bancos de semillas en el suelo, en los cuales permanecen latentes o en estado de dormición.



## CAPITULO II

### **Supervivencia, crecimiento y vulnerabilidad a la sequía en refugios de fuego: implicancias para la persistencia de una conífera sensible al fuego en el noroeste de la Patagonia<sup>1</sup>**



---

<sup>1</sup> Este capítulo ha sido publicado en *Oecologia*:

Landesmann, J.B., Gowda, J.H., Garibaldi, L.A., Kitzberger, T. 2015. Survival, growth and vulnerability to drought in fire refuges: implications for the persistence of a fire-sensitive conifer in northern Patagonia. *Oecologia*, 179: 1111-1122. DOI: 10.1007/s00442-015-3431-2.

## 2.1. Introducción

El calentamiento global podría afectar de manera importante los paisajes boscosos a través de la alteración en el régimen de fuegos. Se espera que el aumento de la temperatura global y de los combustibles secos inevitablemente aumente la severidad y extensión de los fuegos en muchos ecosistemas boscosos del mundo (Flannigan et al. 2009, IPCC 2014). Además, variaciones en las tasas de ignición debidas a factores antrópicos (e.g. cambios en el uso del suelo) podrían producir alteraciones rápidas y catastróficas en la vegetación de ciertos biomas. Por lo tanto, es de extrema importancia entender los factores que gobiernan la resiliencia de los paisajes a la alteración en el régimen de fuego.

La resiliencia de un paisaje depende de una memoria ecológica o legado que funciona como amortiguador frente a los disturbios, permitiendo la persistencia de especies y asegurando la renovación del paisaje (Turner et al. 1998, Elmqvist et al. 2001). Uno de los componentes principales de la memoria ecológica es la vegetación remanente que persiste relativamente inafectada por el disturbio y funciona como fuente de dispersión y recolonización (Bengtsson et al. 2003). En el caso de los incendios naturales, la vegetación remanente puede originarse como consecuencia del comportamiento estocástico del fuego, e.g. por cambios abruptos en la dirección del viento (Bessie y Johnson 1995), o debido a atributos determinísticos. Por lo tanto, los remanentes pueden ser efímeros y cambiar de ubicación dentro del paisaje, o pueden ser refugios de fuego más permanentes; es decir, sitios fijos en el paisaje donde las condiciones físicas disminuyen la severidad del fuego, permitiendo la persistencia de especies o comunidades sensibles al fuego (Camp et al. 1997, Wood et al. 2011, Mackey et al. 2012, Robinson et al. 2013, Leonard et al. 2014). Los refugios pueden originarse por baja cantidad de material combustible (e.g. roqueríos), baja inflamabilidad debido a alta humedad del material combustible (e.g. en posiciones topográficas frías y húmedas), o por una baja propagación del fuego dada por configuraciones topográficas específicas (Clarke 2002b, Wood et al. 2011, Mackey et al. 2012). En algunos sistemas, parches remanentes (independientemente de si se producen estocástica o determinísticamente) pueden adquirir mayor persistencia si se tornan menos combustibles que el paisaje circundante, a medida que envejecen (Kitzberger et al. 2012). Esto puede ocurrir si los árboles alcanzan grandes diámetros y desarrollan cortezas gruesas (Ordóñez et al. 2005, Lawes et al. 2011), si el sotobosque adquiere mayor humedad (Uhl y Kauffman 1990) o si los árboles producen abundante hojarasca o sustancias alelopáticas que inhiben el desarrollo del sotobosque, reduciendo así la inflamabilidad (van Wilgen et al. 1990).

Los refugios de fuego cumplen una función clave para las especies arbóreas sensibles a este disturbio (longevas, de crecimiento lento, no rebrotantes y que no forman bancos de semillas en el suelo), porque permiten la supervivencia de individuos a varios eventos de fuego y posteriormente funcionan como fuente de semillas (Ordóñez et al. 2005). Por ejemplo, refugios de fuego han sido documentados para la especie arbórea *Abies grandis* y *Abies concolor* en el Wenatchee Mountain Range, una región con larga historia de fuegos (Camp et al. 1997), y para la especie *Pinus sabiniana* en el centro y norte de California (Schwilk y Keeley 2006). Asimismo, los refugios de fuego pueden proveer hábitat para fauna (Robinson et al. 2013, Robinson et al. 2014), sustentar diversidad florística (Clarke 2002a, Clarke 2002b) y mantener funciones ecosistémicas. La mayoría de los estudios sobre refugios de fuego en bosques se han focalizado en la descripción de sus atributos biofísicos, como la topografía, la edad y el

tamaño de los árboles (Camp et al. 1997, Perera et al. 2009, Román-Cuesta et al. 2009, De Long y Kessler 2000, Wood et al. 2011), pero no he encontrado trabajos que hayan calculado la probabilidad de supervivencia de árboles individuales al fuego en relación a características de micrositio dentro de los remanentes.

A pesar de su influencia en la dinámica del paisaje, los refugios de fuego han recibido poca atención en el mundo y particularmente en los bosques templados del sur (pero ver Newton et al. 2011). Los bosques del noroeste de la Patagonia (Argentina) han experimentado recurrentes incendios originados naturalmente o por causas antrópicas, asociado a la variabilidad climática (Veblen et al. 2008). Históricamente la extensión e intensidad de los incendios si bien varió año a año, ha sido mayor luego de la ocurrencia de primaveras y veranos más calurosos y secos que la media (Veblen et al. 1999). Estas condiciones climáticas generan que la vegetación se encuentre más seca que lo normal, por lo que los sitios con mayor densidad de vegetación con bajas condiciones de humedad son los más propensos a incendiarse y a generar incendios de copa que son los que generan mayor severidad de fuego. A fines del siglo XIX, la frecuencia y extensión de los incendios incrementó dramáticamente, principalmente debido al uso del fuego por colonizadores europeos para habilitar tierras para uso agrícola (Veblen et al. 2003). Consecuentemente, los bosques experimentaron una marcada retracción del área que ocupaban, mientras que los matorrales aumentaron su extensión (Veblen et al. 2003). Esto puede ser explicado por el hecho que los árboles de la región se reproducen únicamente por semilla, por lo que su recolonización es lenta, mientras que las especies arbustivas del matorral rebrotan y se recuperan rápidamente luego del fuego. Sin embargo, los bosques se han re-expandido a lo largo de áreas extensas del noroeste de la Patagonia durante el siglo pasado, aunque principalmente entre 1914 y 1973 (Veblen y Lorenz 1988, Kitzberger y Veblen 1999, Gowda et al. 2012). Particularmente intrigante es cómo el ciprés pudo haber persistido durante este período de alta actividad de fuego (1850-1900; Veblen et al. 2003). Esto es especialmente llamativo si se considera su relativamente elevada sensibilidad al fuego, su reproducción obligada por semilla y la extremada severidad y extensión de los incendios de fin del siglo XIX. En vista de su limitada capacidad de dispersión, la expansión del bosque de ciprés podría ser únicamente explicada a través de la persistencia de pequeños remanentes de bosque dispersados en el paisaje (Kitzberger y Veblen 1999) que funcionaron como fuentes de semillas en la recolonización del bosque asociado a casi un siglo de activa supresión del fuego (Mermoz et al. 2005, Gowda et al. 2012). Pese a que algunos estudios han documentado la existencia de remanentes viejos de bosque de ciprés en afloramientos rocosos (Willis 1914, Veblen y Lorenz 1988, Kitzberger y Veblen 1999), los mecanismos que han dado persistencia regional a esta especie, son aún desconocidos. Dado el aumento proyectado en la severidad de fuegos extensos en la región (Veblen et al. 2008) y el hecho que el ciprés es considerada una especie casi amenazada (Souto y Gardner 2013), es extremadamente importante determinar los mecanismos que han permitido su persistencia durante períodos de alta frecuencia de incendios.

Este capítulo contribuye a entender el funcionamiento ecológico de refugios de fuego, es decir, su capacidad de amortiguación para especies sensibles al fuego que habitan paisajes propensos a este disturbio. Es necesario entender la forma en la que los refugios ejercen protección y evaluar su capacidad de resiliencia al fuego, ya que eventualmente influye en el curso ecológico de la sucesión (Keppel y Wardell-Johnson 2012, Robinson et al. 2013). Por lo tanto, el objetivo de este capítulo es determinar si los remanentes de bosque de ciprés que quedan luego del fuego son producto de refugios e identificar si sus atributos biofísicos explican la persistencia y supervivencia

de cipreses al fuego. Las principales preguntas que planteo son: (1) ¿los remanentes de bosque de ciprés se originan producto de refugios de fuego, o alternatively, estos remanentes sobrevivieron al fuego debido a factores estocásticos? (2) si los remanentes son refugios determinísticos, ¿en qué se diferencian biofísica y funcionalmente del paisaje circundante?, y (3) ¿qué condiciones de micrositio dentro de los remanentes permite a árboles individuales o grupos de árboles sobrevivir al fuego?. Las hipótesis que planteo son las siguientes:

**Hipótesis 2.1.** Los remanentes post-fuego de bosques de ciprés (de ahora en más *remanentes de bosque*) se originan producto de refugios determinísticos, es decir sitios fijos en el paisaje, que difieren de la matriz circundante (de ahora en más *matriz*) en atributos biofísicos, como la cobertura de roca y la posición topográfica, y funcionales, como la capacidad de ejercer protección, permitiendo la supervivencia de cipreses a partir de la reducción en la severidad del fuego.

**Predicción 2.1.1.** Los remanentes post-fuego de bosque de ciprés presentarán alta relación roca/vegetación y estarán ubicados en posiciones topográficas más elevadas en el paisaje comparado a la matriz.

**Predicción 2.1.2.** Los cipreses que crecen en el refugio tendrán menor tasa de crecimiento que los que crecen en la matriz, dado que las condiciones ambientales son más desfavorables en el refugio.

**Predicción 2.1.3.** Árboles de ciprés aislados y creciendo en grupo tendrán mayor probabilidad de supervivencia al fuego a mayor diámetro de fuste y en ubicaciones con alta cobertura de roca, pendientes agudas y posiciones topográficas elevadas.

Asimismo, propongo que los mecanismos que permiten la supervivencia de los remanentes de bosque al fuego podrían estar funcionando a nivel de matriz y remanente como un todo o en micrositios asociados a árboles aislados o grupos de árboles dentro de los remanentes. Por ello, para poner a prueba las hipótesis y predicciones, planteo un enfoque utilizando diversas metodologías de muestreo, en primer lugar determinando los atributos de los remanentes de bosque y la matriz mediante sensores remotos, luego evaluando las características biofísicas y funcionales de los remanentes de bosque y la matriz en el campo y finalmente determinando cuáles de estos atributos podría explicar la supervivencia de grupos de árboles y árboles aislados al fuego.

## **2.2. Materiales y Métodos**

### **2.2.1. Área y diseño del estudio**

El estudio lo llevé a cabo en el área central del Parque Nacional Nahuel Huapi, en el noroeste de la Patagonia, Argentina (40-42° S latitud), que fue históricamente afectada por extensos incendios. Me focalicé en áreas con distinta historia de fuego: una afectada por fuego entre 1880 y 1900 (tiempo desde el fuego > 100 años), asociado al período de asentamiento europeo (Veblen et al. 2003) y dos áreas (Cerro Catedral y Lago Gutiérrez) que se quemaron en 1996 y 1999, respectivamente (tiempo desde el fuego < 20 años) (Bran et al. 1996, Salguero 2000) (Cuadro 2.1). Los remanentes de bosque son fáciles de localizar dentro del área quemada hace menos de 20 años, ya que están inmersos en una matriz de arbustos rebrotantes de baja altura y poco diámetro (Foto 2.1). En cambio, en el área quemada hace más de 100 años, es más dificultoso encontrar los remanentes, dado que el bosque ya se ha recuperado y por lo tanto los

árboles en la matriz tienen ligeramente menor altura y diámetro que los árboles en los remanentes (Foto 2.2). Por lo tanto, utilicé distintos métodos para localizar los remanentes de bosque dependiendo del tiempo desde el fuego (TDF), como explico a continuación.



**Foto 2.1.** Remanente de bosque de ciprés en el área de Lago Gutiérrez, quemada en 1999. Se puede observar en el centro y a la izquierda de la foto, árboles vivos de ciprés dispersos y asociados a afloramientos rocosos. También se pueden observar árboles de ciprés muertos en pie. La matriz se encuentra dominada por especies arbustivas rebrotantes alrededor del remanente. Material muerto por el fuego todavía se puede observar en algunos individuos arbustivos de la matriz (en la parte inferior de la foto).

**Cuadro 2.1.** Características de los pares de remanentes de bosque y matriz: número de par, ubicación, años desde que ocurrió el fuego en esa ubicación (TDF), latitud (°), longitud (°), densidad de árboles (individuos por hectárea), edad de los árboles (edad promedio  $\pm$  desvío estándar por sitio) y número de árboles que presentaban cicatriz de fuego (N cicatriz) (entre paréntesis se especifica el número de cicatrices por árbol).

			Remanentes de bosque					Matrices				
Par	Sitio	TDF	Latitud	Longitud	Densidad	Edad	N cicatriz	Latitud	Longitud	Densidad	Edad	N cicatriz
1	Altos del Fortín	> 100	-40.99	-71.20	1688.99	296±97	6 (1)	NA	NA	NA	NA	NA
2	Manso	> 100	-41.60	-71.52	381.78	133±96	1 (2)	-41.60	-71.52	196.51	38±14	0
3	Manso	> 100	-41.59	-71.50	319.29	103±33	3 (1) y 1 (2)	-41.59	-71.50	766.91	84±16	0
4	Manso	> 100	-41.59	-71.50	119.17	94±54	4 (2)	-41.59	-71.50	624.46	46±11	0
5	Manso	> 100	-41.60	-71.50	183.19	136±52	2 (2)	-41.60	-71.50	118.34	64±23	1 (1)
6	Manso	> 100	-41.60	-71.50	936.43	276±21	2 (1) y 3 (2)	-41.60	-71.50	547.38	94±21	0
7	Manso	> 100	-41.61	-71.47	258.11	137±40	2 (1) y 1 (3)	-41.61	-71.47	230.75	48±6	0
8	Manso	> 100	-41.61	-71.51	190.50	124±39	3 (1)	-41.61	-71.51	351.68	55±4	0
9	Manso	> 100	-41.58	-71.44	420.32	78±74	2 (1)	-41.58	-71.44	366.29	114±11	0
10	Manso	> 100	-41.61	-71.47	306.42	93±68	1 (1)	-41.61	-71.47	302.62	46±12	0
11	Lago Guillermo	> 100	-41.38	-71.48	184.15	142±117	1 (2)	NA	NA	NA	NA	NA
12	Lago Guillermo	> 100	-41.37	-71.48	1336.12	88±9	17 (1)	-41.37	-71.48	510.87	50±8	0
13	Lago Guillermo	> 100	-41.36	-71.49	552.44	233±154	3 (1)	-41.36	-71.49	4838.31	91±9	0
14	Lago Mascardi	> 100	-41.25	-71.45	1364.19	191±42	12 (1) y 8 (2)	-41.25	-71.45	3978.87	76±8	0
15	Lago Mascardi	> 100	-41.25	-71.45	3382.04	161±20	3 (1)	-41.25	-71.45	2785.21	73±14	0
16	Lago Mascardi	> 100	-41.35	-71.51	649.61	110±26	3 (1)	-41.35	-71.51	1527.89	87±22	0
17	Lago Steffen	> 100	-41.51	-71.52	420.91	154±51	2 (1) y 3 (2)	-41.51	-71.52	1768.39	78±8	0
18	Lago Steffen	> 100	-41.51	-71.52	1299.22	104±18	4 (1)	-41.51	-71.52	1234.26	107±11	0
19	Lago Steffen	> 100	-41.51	-71.52	707.36	55±36	5 (1)	-41.51	-71.52	1856.81	74±6	0
20	Isla Victoria	> 100	-40.98	-71.51	510.87	277±15	9 (1)	NA	NA	NA	NA	NA
21	Traful	> 100	-40.70	-71.25	1061.03	103±10	2 (1)	-40.70	-71.25	2164.51	80±11	0
22	Traful	> 100	-40.72	-71.16	3183.10	103±10	9 (1) y 5 (2)	-40.72	-71.16	5305.16	64±7	0
23	Traful	> 100	-40.66	-71.38	584.65	105±17	4 (1) y 1 (2)	-40.66	-71.38	2984.16	63±9	0
24	Traful	> 100	-40.65	-71.40	1909.86	105±22	5 (1)	-40.65	-71.40	5305.16	79±4	0
25	Cerro Catedral	18	-41.15	-71.43	NA	89±37	9 (1)	-41.15	-71.43	0	NA	0
26	Cerro Catedral	18	-41.14	-71.44	323.29	42±19	11 (1) y 1 (2)	-41.14	-71.44	0	NA	0
27	Cerro Catedral	18	-41.14	-71.45	537.01	45±18	7 (1)	-41.14	-71.45	0	NA	0
28	Lago Gutiérrez	15	-41.19	-71.42	NA	96±36	15 (1)	-41.19	-71.42	0	NA	0
29	Lago Gutiérrez	15	-41.18	-71.42	127.39	56±35	2 (1)	-41.18	-71.42	0	NA	0
30	Lago Gutiérrez	15	-41.18	-71.42	263.07	81±34	11 (1)	-41.18	-71.42	0	NA	0
31	Lago Gutiérrez	15	-41.19	-71.41	141.37	43±5	3 (1)	-41.19	-71.41	0	NA	0



**Foto 2.2.** Remanente de fuego en las cercanías del Cerro Tronador, un área quemada en 1919. Los árboles sobrevivientes de ciprés pueden identificarse por su forma cónica y grandes copas en el medio de la foto. Individuos más jóvenes de ciprés, originados luego del fuego, probablemente dispersados a partir de los árboles sobrevivientes, también pueden observarse en el centro y hacia la izquierda de la foto. Estos tienen un color verde más claro y forma cónica. Especies arbustivas se pueden observar intercaladas entre los árboles de ciprés. Esta foto contrasta altamente con la foto 2.1 ya que se puede ver como con casi 100 años de ocurrido el fuego, el remanente de bosque de ciprés ya casi no se puede divisar a campo, dado por el gran desarrollo de la matriz, tanto de árboles como especies arbustivas.

### 2.2.2. Remanente de bosque versus matriz a través de imágenes satelitales

En el área que se quemó entre 1880 y 1900 ( $TDF > 100$  años) seleccioné aleatoriamente 50 puntos dentro de un mapa de la distribución actual de los bosques de ciprés, lo que representa la expansión post-fuego de la especie en el área de estudio. Visité únicamente los puntos que eran de fácil acceso por estar a menos de 1 km de una ruta o camino. Dentro de aproximadamente 1 km de radio de cada punto accesible, caminé en busca de un remanente de bosque. En cada uno de los remanentes encontrados, realicé una serie de mediciones que detallo más abajo. Los parches con árboles de ciprés vivos y visiblemente más viejos que los árboles de la matriz circundante, que presentaban cicatrices de fuego y grandes diámetros ( $>30$  cm) fueron considerados remanentes de bosque (Foto 2.3). Estos se diferencian claramente de la matriz circundante que está compuesta por árboles sin cicatriz de fuego y de menor diámetro. Los remanentes de bosque se componían de una densidad entre 119 y 3382 árboles/ha (Cuadro 2.1).





**Foto 2.3.** En esta foto se puede observar el fuste de un típico árbol de ciprés que compone los remanentes de bosque en áreas quemadas hace más de 100 años. La marca triangular en el fuste es una cicatriz de fuego. Además se observa que el fuste es de gran diámetro y la corteza esta avejentada.

En las áreas quemadas en 1996 y 1999 ( $TDF < 20$  años), utilicé imágenes Quickbird de alta resolución (disponibles en Google Earth <sup>TM</sup>). Los remanentes de bosque son fácilmente diferenciables de la matriz en las imágenes dado por la forma cónica de los árboles de ciprés, que además tienen un color más oscuro que las especies arbustivas del matorral que conforman la matriz (observación personal). Además, todos los remanentes estaban ubicados en grandes roqueríos, lo que permitió localizarlos más fácilmente. En el campo, fui a todos los remanentes que identifiqué a través de las imágenes y aquellos que se componían de árboles de ciprés vivos con cicatriz de fuego, grandes diámetros ( $>15$  cm) y visiblemente más viejos que los árboles de la matriz circundante, los consideré remanentes de bosque. En total, localicé 31 remanentes de bosque en el Parque Nacional: 24 dentro del área que se quemó hace más de 100 años y 7 en el área quemada hace menos de 20 años (Cuadro 2.1).

Para cada remanente de fuego determiné una ubicación pareada en la matriz a 50-100 metros en una dirección al azar desde el borde del remanente. Para cada remanente y matriz obtuve el IVN (Índice Verde Normalizado) a partir de imágenes ASTER de 15 metros de resolución espacial de otoño (año 2007) y verano (año 2006). Como el IVN permite estimar la proporción de radiación solar absorbida por la vegetación, consideré que era un método efectivo para explorar si los remanentes y las matrices se podrían diferenciar mediante este índice, y por lo tanto, inferir si los



remanentes de fuego son menos vegetados (y por lo tanto serían menos productivos, experimentarían menor severidad del fuego y habría mayor probabilidad de supervivencia de árboles) que la matriz. Determiné altitud, exposición y pendiente utilizando un Modelo Digital de Elevación (GDEM, Tachikawa 2011) con una resolución horizontal de 28,5 x 28,5 metros (Monmonier 1982). El grado de exposición hacia el Este y hacia el Norte fue obtenido mediante el cálculo del seno y coseno de la exposición, respectivamente. Todas las capas fueron generadas y procesadas utilizando IDRISI Selva. A pesar que encontré 24 remanentes en el área quemada hace más de 100 años, no pude encontrar un punto de matriz pareado cercano para tres de esos remanentes, por lo tanto para llevar a cabo los análisis de esta sección utilicé 21 puntos de muestreo.

#### **2.2.2.1. Análisis de datos**

Como los datos provenían de ubicaciones pareadas de matriz y remanentes, utilicé un test de t pareado (Crawley 2007). Mediante este test evalué si había diferencias entre estos sitios con respecto a elevación, pendiente, IVN de otoño, IVN de verano, el grado de exposición hacia el Norte y hacia el Este. Todas las variables estaban normalmente distribuidas. Además, realicé un Análisis de Componentes Principales (ACP) para evaluar si los remanentes de bosque y las matrices de las áreas quemadas en los dos períodos diferían en su asociación con respecto a las variables recientemente enumeradas. Por lo tanto, el número de puntos de muestreo para el ACP fueron 56 (TDF > 100 años: n=21 matrices y n=21 remanentes; TDF < 20 años: n=7 matrices y n=7 remanentes).

#### **2.2.3. Remanente de bosque versus matriz a campo**

Para poner a prueba en el campo la predicción que los remanentes de bosque son menos productivos que la matriz, con una alta relación roca/vegetación y posiciones topográficas elevadas en el paisaje (predicción 2.1.1.), trabajé en 7 remanentes de bosque en el área quemada en 1996 y 1999 (TDF < 20 años) (Cerro Catedral y Lago Gutiérrez). Estos remanentes tenían un área aproximada de entre 1200 y 5800 m<sup>2</sup>. A una distancia de 50 metros desde cada remanente de bosque, aleatoriamente seleccioné un punto de muestreo en la matriz. En cada remanente y matriz, dispuse una parcela de 2 x 10 metros, en la cual medí la elevación con un GPS (que incluía un altímetro barométrico) y estimé visualmente la cobertura de herbáceas, arbustivas, arbóreas, suelo desnudo y roca. También medí la altura de la vegetación con una cintra métrica.

##### **2.2.3.1. Análisis de datos**

Llevé a cabo un test de t pareado para comparar estas variables entre remanentes (n=7) y matrices (n=7). Las variables altura total de la vegetación y la cobertura de herbáceas fueron transformadas a logaritmo, mientras que la cobertura arbórea fue transformada mediante la raíz cuadrada para adquirir normalidad. Además, realicé un ACP para evaluar si las matrices (n=7) y los remanentes (n=7) difieren en su asociación a los atributos biofísicos medidos.

#### **2.2.4. Crecimiento de árboles en remanentes y matrices**

Para determinar si los árboles creciendo en los remanentes tienen un patrón de crecimiento distinto comparado a los árboles que crecen en la matriz (debido a las distintas condiciones biofísicas de los sitios y su posible diferencia en productividad;

predicción 2.1.2.), extraje tarugos de árboles de ciprés creciendo en los 24 remanentes de bosque y en las 21 matrices en el área quemada hace más de 100 años. No pude obtener tarugos del área quemada en 1996 y 1999 correspondientes a la matriz, ya que esta área no presentaba ningún árbol vivo de ciprés (excepto plántulas e individuos juveniles que eran muy pequeños para ser tarugados). Por lo tanto, específicamente en los remanentes de bosque y las matrices del área quemada hace 100 años, aleatoriamente seleccioné árboles utilizando el método de los cuadrantes (Cottam y Curtis 1956), mediante el cual se disponen parcelas circulares temporales y se las divide en cuatro cuadrantes. En cada cuadrante, seleccioné al ciprés de diámetro a la altura del pecho mayor a 5 cm (DAP) que se encontraba más cercano al centro de parcela. A cada uno de estos cipreses le medí el diámetro a la altura de tarugado, registré si presentaba cicatriz de fuego y medí la distancia del mismo al centro de la parcela para posteriormente calcular la densidad de árboles por sitio, *sensu* Cottam y Curtis (1956). De los cuatro cipreses, extraje un tarugo a tres de ellos que se los seleccionó según su cercanía al centro de parcela, es decir que se seleccionaron los tres cipreses más cercanos al centro por cada matriz y remanente. A cada uno de ellos le extraje un tarugo a 40 cm por encima del suelo. En total considerando cada matriz y remanente, extraje 135 tarugos en el área quemada hace más de 100 años.

#### **2.2.4.1. Procesamiento de muestras**

En el laboratorio, monté los tarugos sobre realces de madera y los lijé con granos desde más gruesos a más finos. Las muestras que no presentaban anillos de crecimiento claros y/o que tenían partes ausentes o en mal estado, fueron descartadas, por lo que el número de tarugos utilizado en los análisis de datos fue 89. En primer lugar realicé un cofechado visual de las muestras mediante una lupa teniendo en cuenta anillos marcadores asociados a sequías regionales (Speer 2010) y utilizando una cronología maestra de ciprés cercana a mis sitios de estudio y obtenida del International Tree ring Data Bank (Ricardo Villalba: Pampa del Toro; ITRDB, NOAA, Boulder, US, <ftp://ftp.ncdc.noaa.gov/pub/data/paleo/treering/measurements/southamerica/arce080.rwl>). Posteriormente realicé una verificación estadística del cofechado visual utilizando la misma cronología maestra y el programa COFECHA (Holmes 1983). Para datar los tarugos, seguí la convención de Schulman (1956), por la cual asigné los años calendario a los anillos de crecimiento, según el año en que comenzó el crecimiento. Posterior a la datación, medí el ancho de anillo de cada muestra con una medidora de anillo (0,01 mm de resolución) y una lupa. Esto me permitió calcular el incremento de área basal (IAB) por árbol mediante las medidas de ancho de anillo y el diámetro a la altura de tarugado. El IAB indica cuántos  $\text{cm}^2$  creció un árbol en área basal de un año para el otro. Además, determiné la edad a la altura de tarugado, que es la utilizada como edad en este capítulo. En el caso de las muestras que no contenían la médula, estimé la edad utilizando una técnica geométrica, mediante la cual se estima el número de anillos faltantes hasta la médula (Duncan 1989).

#### **2.2.4.2. Análisis de datos**

Para evaluar si hay diferencias entre el crecimiento de los árboles en los remanentes y en la matriz, llevé a cabo un modelo lineal mixto (función lme, paquete nlme; Pinheiro et al. 2011) en el programa R, versión 3.0.2. La variable respuesta (IAB) fue transformada a logaritmo para cumplir con el supuesto de normalidad. Utilicé esta variable como variable respuesta ya que permite comparar el crecimiento entre individuos de distinta edad al estandarizar el crecimiento en relación al diámetro,

disminuyendo el efecto natural de reducción en el crecimiento ante el aumento de la edad (Biondi y Qeadan 2008). Los efectos fijos del modelo fueron tipo de bosque (matriz o remanente de bosque), edad de cada árbol, edad al cuadrado (para poder representar el decaimiento natural en el patrón de crecimiento con el tiempo, luego de que el individuo sobrepasa una edad óptima), densidad de árboles, temperatura y precipitación del año de crecimiento corriente y del año previo. Utilicé los datos climáticos de la estación previa al crecimiento, dado que el ancho de anillo de un año integra la influencia climática de un período más largo que ese año determinado (Fritts 1976). La temperatura anual la obtuve a partir de promediar la temperatura mensual de la estación de crecimiento de cada año. La precipitación anual la obtuve sumando la precipitación mensual de la estación de crecimiento de cada año. La interacción entre la densidad de árboles y el tipo de sitio no era significativa, entonces la excluí del modelo. Los efectos aleatorios fueron sitio ( $n=24$ ), parcela ( $n=45$ ) y árbol ( $n=89$ ). Modelé la autocorrelación temporal con una estructura corARMA (Zuur et al. 2009), dado que los datos consistían en medidas anuales de anillos de crecimiento de los árboles. Además, para evaluar si el crecimiento de los árboles de remanentes y la matriz difieren en la correlación con el clima, llevé a cabo un análisis de función de correlación utilizando el paquete *bootRes* del programa R (Zang y Biondi 2013). Removí la tendencia de las series de anillos utilizando una curva de *spline* cúbico con una frecuencia de respuesta de 0.5 en una longitud de onda de 32 años (Grissino-Mayer 2001), para eliminar variaciones de baja frecuencia (Cook y Kairiukstis 1990). Luego, desarrollé una cronología residual para los remanentes de bosque y otra para la matriz mediante el paquete *dplR* (Bunn 2008) del programa R. Una cronología de anillos de crecimiento consiste en series de medidas de ancho de anillo de árboles que son convertidas a un índice no dimensional a través de una estandarización. Este índice, llamado índice de ancho de anillo, representa desviaciones de crecimiento comparado a un crecimiento promedio. Los datos de precipitación y temperatura mensual media para el período 1931-2011, los obtuve de la estación meteorológica de Bariloche ( $41^{\circ}09' S$ ,  $71^{\circ}10' O$ ; 845msnm), que tiene datos climáticos representativos para toda el área de estudio y para el período de tiempo más amplio disponible en la región. El análisis incluyó la temperatura y precipitación mensual desde Octubre del año previo a la estación de crecimiento hasta Mayo del año actual de crecimiento. Por otro lado calculé estadística descriptiva de las cronologías, incluyendo la sensibilidad media, que indica la sensibilidad de las cronologías al clima a través de la cuantificación del cambio relativo en el índice de ancho de anillo de un año para el otro (Douglass 1920), el desvío estándar medio (que también da una idea de la sensibilidad; Bunn et al. 2013), el  $rbar$ , el EPS, y la autocorrelación media.

Utilizando la misma serie climática que indiqué anteriormente, calculé un índice de humedad mensual para el período 1931-2011 que me permitió determinar años secos, es decir años con precipitaciones por debajo del promedio mensual y/o temperatura por encima del promedio mensual (Villalba y Veblen 1998). Para ello, estandaricé los valores mensuales de precipitación y temperatura a través de la resta de la media mensual al valor mensual, dividido por el desvío estándar respectivo. De este modo obtuve desvíos estándar mensuales, que utilicé para calcular el índice de humedad a través de la resta del desvío mensual de temperatura al desvío mensual de precipitación. Para obtener un valor del índice que represente las condiciones de la estación de crecimiento año por año, lleve a cabo un promedio del índice para los meses entre Octubre y Marzo de de cada año, el cual lo estandaricé para obtener valores de desvío

de la media positivos y negativos. Valores de desvío negativos del índice de humedad indican años secos.

### **2.2.5. Supervivencia de árboles y atributos de micrositio**

Para determinar los atributos que podrían permitir a árboles aislados o grupos de árboles sobrevivir al fuego, trabajé en el área quemada en 1996 y 1999 (TDF < 20 años) (Cerro Catedral y Lago Gutiérrez). Trabajar en un área quemada hace relativamente poco tiempo me permitió encontrar árboles muertos por el incendio en pie (Foto 2.1), que no es posible encontrar en el área quemada hace más de 100 años. Seleccioné aleatoriamente árboles aislados y grupos de árboles muertos en pie y vivos en los remanentes y alrededor de los mismos. Seleccioné 33 árboles vivos y 33 árboles muertos creciendo a más de dos metros de distancia de cualquier otro árbol (“árboles aislados”) y medí su diámetro a los 40 cm por encima del suelo. Además, medí la altitud, exposición y pendiente del sitio en el cual se ubicaba cada árbol. Extraje un tarugo a 40 cm por encima del suelo únicamente a los árboles vivos con el objetivo de determinar su edad y corroborar si efectivamente eran árboles sobrevivientes al fuego (i.e. 33 árboles fueron tarugados). Estos tarugos fueron procesados y datados de la misma manera en que se describe en las primeras líneas de la sección 2.2.4.1. Coloqué una parcela circular de 2 metros de diámetro rodeando cada árbol y dividí cada parcela en 4 cuadrantes. En cada cuadrante, estime visualmente la cobertura de suelo desnudo, arbórea, arbustiva, herbácea, total de la vegetación y de rocas. Además, medí la altura del estrato arbóreo, arbustivo, de herbáceas y del total de la vegetación con una cinta métrica. Asimismo, registré la profundidad del suelo con una vara metálica de 1,5 metros de largo y marcada cada 5 cm. Para poder evaluar si el diámetro de los árboles afecta la probabilidad de supervivencia, estimé el diámetro al momento de la ocurrencia del fuego de los árboles vivos. Para esto, determiné cuánto crecieron en diámetro luego del fuego a través de la medición con un calibre del ancho de los anillos de crecimiento producidos luego del disturbio. Luego, resté el ancho total que creció luego del fuego, al diámetro a la altura del tarugado medido a campo. Esto me permitió comparar el diámetro al momento de la ocurrencia del fuego de los árboles sobrevivientes, con el de los árboles que murieron por el fuego.

Además, localicé 11 grupos de árboles muertos en pie y 11 grupos de árboles sobrevivientes. Los grupos se componían de entre 3 y 5 árboles relativamente juntos en el espacio. Aleatoriamente ubiqué entre 3 y 5 parcelas circulares de 1 m<sup>2</sup> dentro del área de cada grupo, dependiendo del espacio que quedaba entre los árboles que conformaban el grupo. En cada parcela medí los mismos atributos que en las parcelas de árboles aislados, pero además registré la posición topográfica en la que se encontraba el grupo de árboles (pie de montaña, loma baja, loma media, loma alta o en la cima de la loma).

#### **2.2.5.1. Análisis de datos**

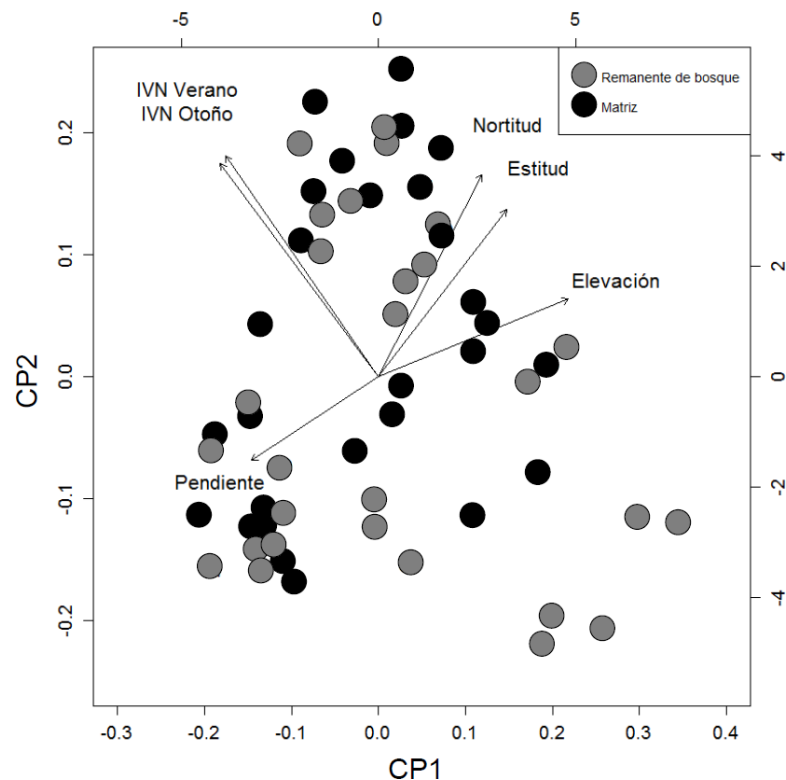
Para calcular la probabilidad de supervivencia al fuego de árboles aislados (n=66) y grupos de árboles (n=22), ajusté modelos lineales generalizados (paquete glm del programa R) con distribución binomial (función de enlace=logit). El modelo para los árboles aislados contenía como variables independientes el diámetro a la altura de tarugado, profundidad de suelo, cobertura de roca, pendiente, elevación, cobertura total de vegetación, altura total de vegetación, el grado de exposición hacia el Norte y hacia el Este (las últimas dos derivadas de la variable exposición). El modelo para los grupos de árboles se compuso de las variables independientes grado de exposición hacia el

Norte y hacia el Este, elevación, pendiente, posición topográfica, profundidad de suelo, cobertura total de vegetación y altura total de vegetación. Las variables altura de las arbustivas y herbáceas, y la cobertura de arbustivas, herbáceas y rocas fueron eliminadas del modelo para grupos de árboles, ya que estaban altamente correlacionada con las demás variables. Solo las variables que presentaban un factor de inflación de la varianza menor o igual a tres fueron incluidas.

## 2.3. Resultados

### 2.3.1. Remanente de bosque versus matriz a través de imágenes satelitales

Los dos primeros componentes principales del ACP a escala de paisaje explicaron 38,2% y 26,8%, respectivamente, de la variación total en los atributos ambientales; sin embargo, ninguno de los dos ejes sirvió para discriminar entre remanentes de bosque y la matriz (Figura 2.1). Acerca del test de t pareado, únicamente el IVN de otoño fue significativamente mayor en la matriz que en los remanentes de bosque (Cuadro 2.2).



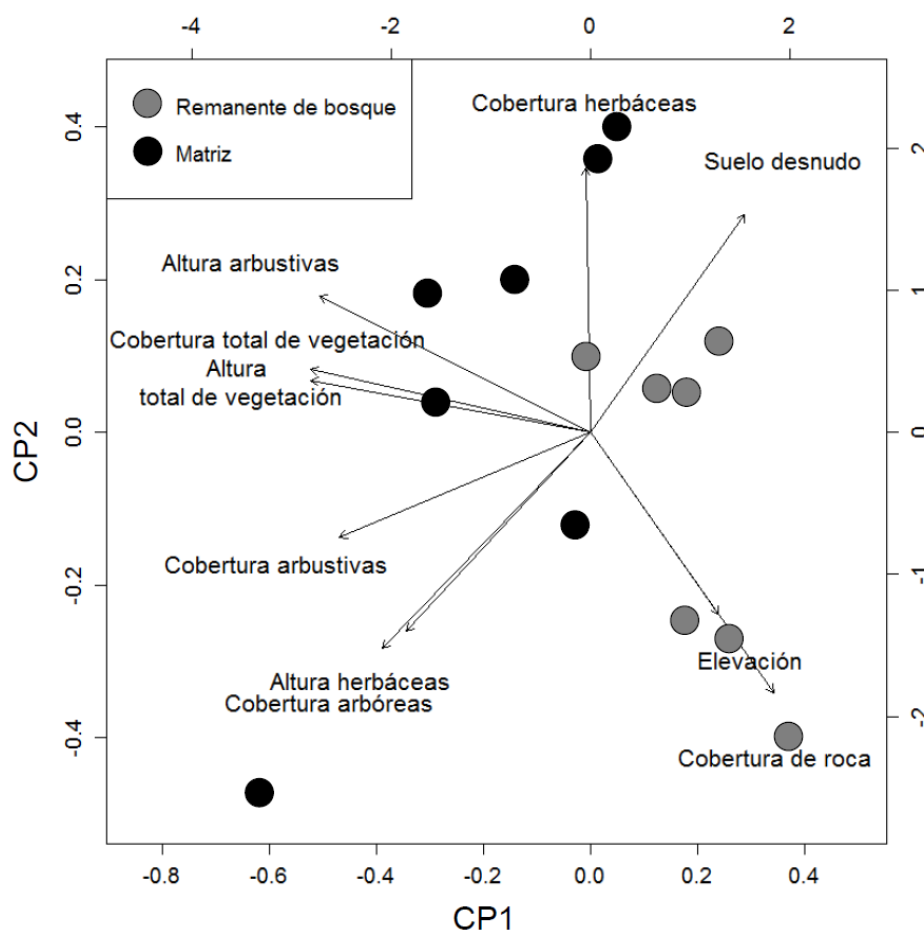
**Figura 2.1.** El análisis de componentes principales no mostró diferencias en las variables topográficas y ambientales entre remanentes de bosque (círculos grises) y la matriz (círculos negros) determinadas a través de imágenes satelitales. Las variables están representadas por flechas y los sitios por puntos. La dirección y largo de las flechas muestra la carga relativa de las variables en el primer y segundo componentes principal (CP1 y CP2, respectivamente).

**Cuadro 2.2.** Resultados del test de t pareado para detectar diferencias entre los remanentes de bosque y la matriz con respecto a la elevación, pendiente, IVN de otoño, IVN de verano, el grado de exposición hacia el Norte y el Este obtenidas a partir de imágenes satelitales. Se muestran el valor de diferencia de medias, valor-t, grados de libertad y valor-p. Las diferencias significativas ( $P < 0,05$ ) están resaltados en negrita.

	Diferencia de medias	t-valor	gl	p-valor
Elevación	3,35	-1,27	27	0,234
Pendiente	0,26	0,29	27	0,767
IVN de otoño	0,08	3,32	27	<b>0,002</b>
IVN de verano	0,03	1,64	27	0,110
Grado de exposición al Norte	0,03	-0,64	27	0,525
Grado de exposición al Este	0,12	1,50	27	0,143

### 2.3.2. Remanente de bosque versus matriz a campo

Comparado a la pobre discriminación del ACP realizado para las variables obtenidas a partir de imágenes satelitales, importantes diferencias biofísicas emergieron entre remanentes de bosque y matriz cuando se analizaron las variables tomadas a campo (Figura 2.2). El primer componente principal (CP1) explicó el 50% de la variación total con buena discriminación entre remanentes de bosque y matriz, mientras que el segundo componente (CP2) explicó 18% de la variación con pobre discriminación. Los remanentes de bosque estuvieron asociados con la elevación, la cobertura de roca y suelo desnudo, mientras que la matriz se asoció a la cobertura y altura de la vegetación. Aún más, según el test de t pareado, los remanentes de bosque tuvieron significativamente mayor cobertura de roca y estuvieron marginalmente ubicados a mayor elevación que la matriz ( $P = 0,030$  y  $P = 0,085$ , respectivamente, Cuadro 2.3). Con respecto a la vegetación del sotobosque, ésta fue más alta en la matriz y mostró una cobertura total mayor que en el sotobosque de los remanentes de bosque ( $P < 0,001$  y  $P = 0,001$ , respectivamente). La mayoría de estos efectos fueron explicados por la mayor altura de arbustos ( $P < 0,001$ ) y la marginalmente mayor cobertura de arbustivas y herbáceas ( $P = 0,083$  y  $P = 0,059$ , respectivamente) en la matriz que en los remanentes de bosque.



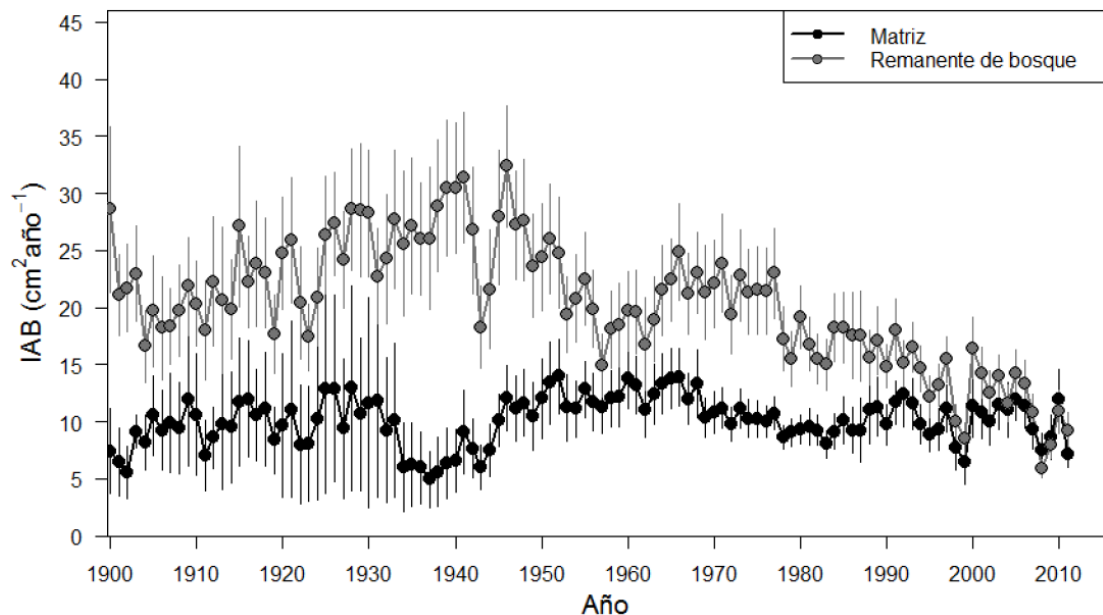
**Figura 2.2.** El análisis de componentes principales reveló una clara diferenciación entre remanentes de bosque (círculos grises) y la matriz (círculos negros) en cuanto a la cobertura de roca, la elevación, la cobertura de suelo desnudo, y la cobertura y altura de vegetación medidas a campo. Las variables están representadas por flechas y los sitios por puntos. La dirección y largo de las flechas muestra la carga relativa de las variables en el primer y segundo componentes principal (CP1 y CP2, respectivamente).

**Cuadro 2.3.** Resultados del test de t pareado realizado para buscar diferencias entre los remanentes y matriz con respecto a las variables elevación, la altura de las arbustivas, herbáceas y total de la vegetación, cobertura de suelo desnudo, cobertura de arbóreas, arbustivas, herbáceas, total de la vegetación y cobertura de roca medidas a campo. Se muestran el valor de diferencia de medias, valor-t, grados de libertad y valor-p. Las diferencias significativas ( $P < 0,05$ ) están resaltados en negrita.

	Diferencia de medias	t-valor	gl	p-valor
Elevación	15,94	-2,05	6	<b>0,085</b>
Altura de arbustivas	84,28	6,81	6	<b>&lt;0,001</b>
Altura de herbáceas	3,28	0,86	6	0,420
Altura total de la vegetación	45,28	5,33	6	<b>0,001</b>
Suelo desnudo	15,07	-1,83	6	0,116
Cobertura de arbóreas	0,78	0,79	6	0,457
Cobertura de arbustivas	23,35	2,07	6	<b>0,083</b>
Cobertura de herbáceas	14,57	2,32	6	<b>0,059</b>
Cobertura de roca	23,64	-2,80	6	<b>0,030</b>
Cobertura total de la vegetación	38,71	7,16	6	<b>&lt;0,001</b>

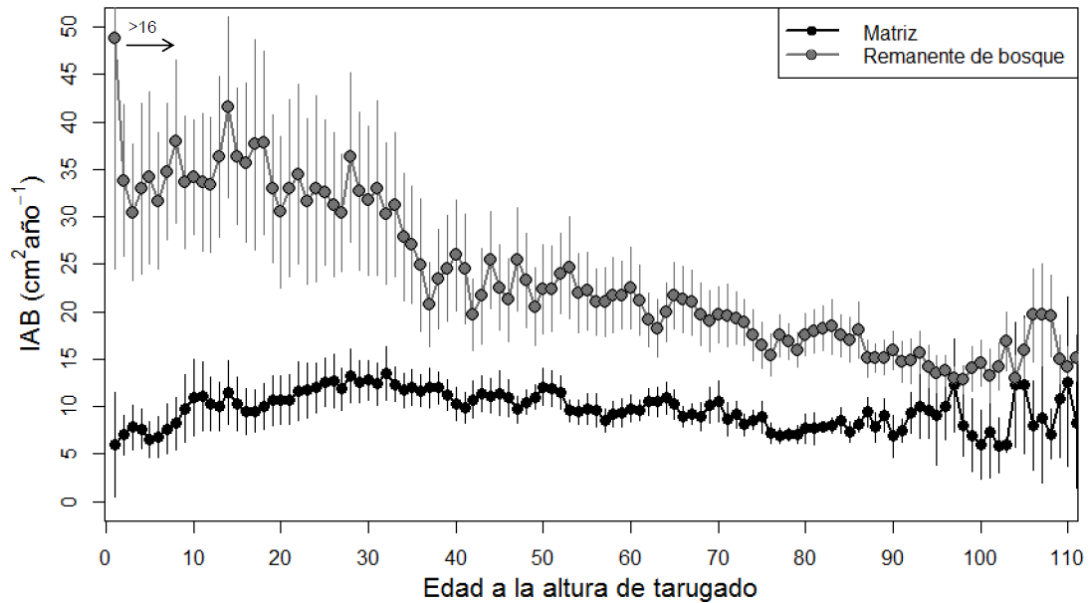
### 2.3.3. Crecimiento de árboles en remanentes y matrices

Árboles de ciprés con cicatriz de fuego creciendo en los remanentes tenían en promedio casi el doble de edad que los árboles creciendo en la matriz (125 y 72 años respectivamente, Cuadro 2.1). Además, los árboles de ciprés de los remanentes y las matrices mostraron diferencias importantes en el crecimiento y su respuesta a la variabilidad climática. Cuando el IAB anual fue comparado entre remanentes de bosque y la matriz, los árboles creciendo en los remanentes mostraron consistentemente mayor IAB que los de la matriz durante la mayor parte del siglo XX (Figura 2.3). Esto es respaldado por el modelo lineal de efectos mixtos, el cual reveló un IAB significativamente mayor en los árboles de los remanentes ( $P = 0,001$ ; Cuadro 2.4). Sin embargo, a partir de las sequías de 1957-1962, una tendencia declinante en el IAB de los árboles en los remanentes terminó generando un patrón similar en el IAB anual entre los árboles en remanentes y la matriz durante la última década. Las diferencias en crecimiento no fueron explicadas por diferencias en la edad promedio de los árboles, ya que los árboles de los remanentes presentaron consistentemente mayor IAB anual que árboles de la misma edad creciendo en la matriz (Figura 2.4). El IAB de los árboles en los remanentes tendió a decrecer ante el aumento en la edad, mientras que los árboles en las matrices mostraron un incremento seguido de un lento decaimiento, de manera que árboles de una edad de aproximadamente 100 años creciendo en remanentes, tuvieron un IAB promedio similar a árboles de 30 años creciendo en la matriz ( $P = 0,001$ ). La densidad no tuvo efecto significativo en el IAB de los árboles. Además, tanto la precipitación de la estación previa como la de la estación actual de crecimiento, tuvieron un efecto positivo en el IAB de los árboles y la temperatura de ambas estaciones de crecimiento tuvo un efecto negativo en el crecimiento ( $P < 0,001$ ).



**Figura 2.3.** Cipreses creciendo en los remanentes (gris) exhibieron mayor incremento de área basal (IAB) que los cipreses creciendo en la matriz (negro), que se extendió por casi todo el período de estudio en el área quemada hace más de 100 años. Los puntos representan IAB promedio y las líneas verticales son  $\pm$  error estándar.





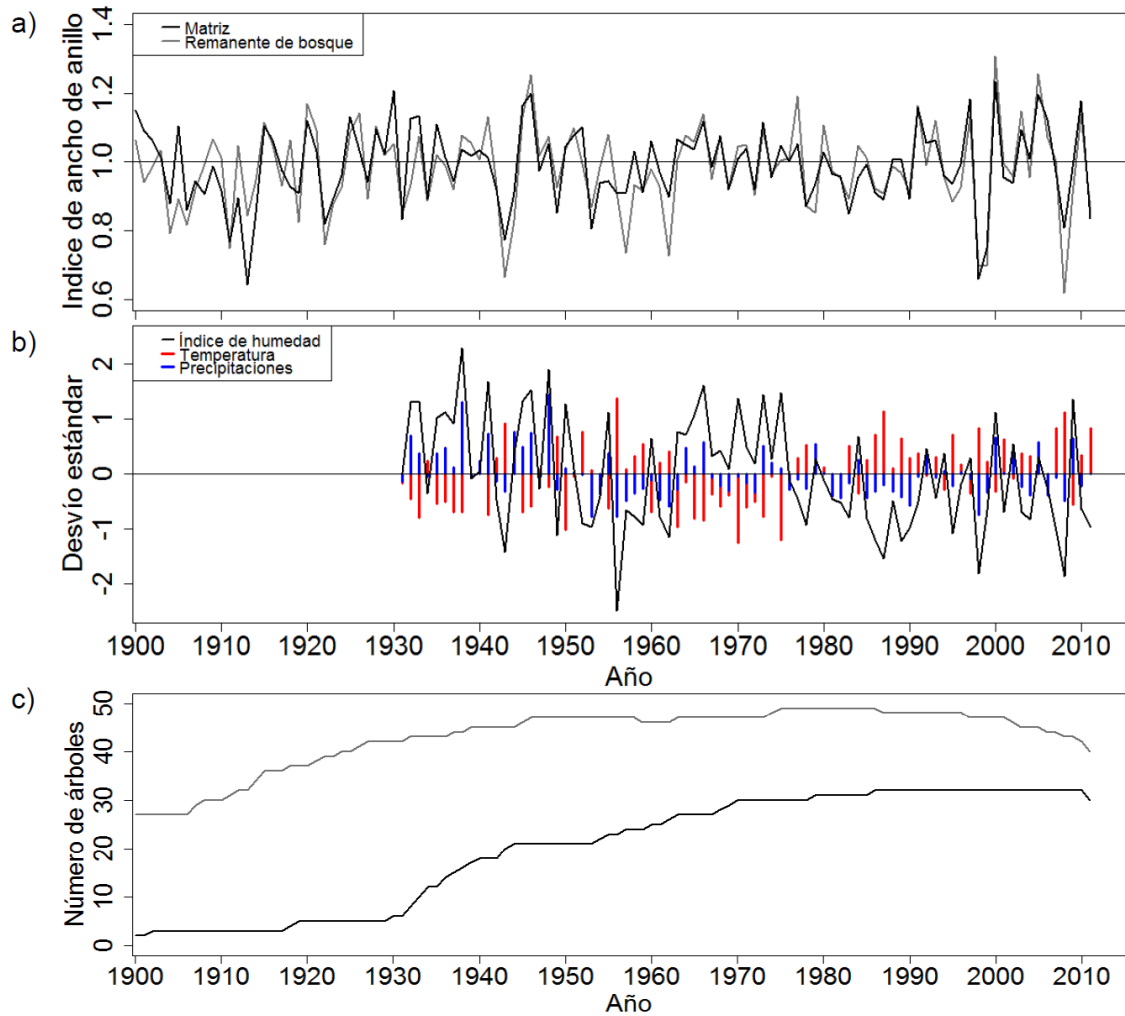
**Figura 2.4.** Cipreses creciendo en los remanentes (gris) mostraron mayor incremento de área basal (IAB) que los cipreses creciendo en la matriz (negro) independientemente de la edad (edad a la altura de tarugado) en el área quemada hace más de 100 años. Los puntos representan IAB promedio y las líneas verticales son  $\pm$  error estándar. La flecha horizontal indica el tamaño muestral en edades tempranas.

**Cuadro 2.4.** Parámetros de los efectos fijos estimados por el modelo lineal de efectos mixtos realizado para determinar si hay diferencia entre el crecimiento de los árboles en los remanentes y la matriz. Los efectos fijos son: tipo de bosque (matriz o remanente), densidad de árboles, edad de los árboles, edad al cuadrado (para obtener una función cuadrática), las precipitaciones durante la estación de crecimiento previa (Ppprevia), las precipitaciones durante la estación actual (Ppcorriente), la temperatura durante la estación de crecimiento previa (Temprevia), la temperatura durante la estación actual (Temcorriente). Se muestran los coeficientes, error estándar, grados de libertad (gl), valor-t y valor-p. Los efectos significativos ( $P < 0,05$ ) están en negrita.

	Coeficiente	Error estándar	gl	t-valor	p-valor
Intercepto	1,53	0,20	5786	7,69	<b>&lt;0,001</b>
Tipo de bosque	1,02	0,26	16	3,84	<b>0,001</b>
Densidad de árboles	0,10	0,13	16	0,74	0,467
Edad	0,40	0,18	5786	2,24	<b>0,025</b>
Edad <sup>2</sup>	-0,60	0,19	5786	-3,08	<b>0,002</b>
Ppprevia	0,02	0,00	5786	3,19	<b>0,001</b>
Ppcorriente	0,04	0,00	5786	6,33	<b>&lt;0,001</b>
Temprevia	-0,06	0,00	5786	-8,46	<b>&lt;0,001</b>
Temcorriente	-0,04	0,00	5786	-5,58	<b>&lt;0,001</b>

Las cronologías presentaron características razonables de calidad y expresión de la señal (Cuadro 2.5), teniendo en cuenta que el valor de EPS fue cercano a 0,85 en el caso de los remanentes e igual a 0,85 en el caso de la cronología de la matriz, valor de referencia utilizado para evaluar la confianza de una cronología (Wigley et al. 1984). La cronología de los remanentes de bosque se caracterizó por un mayor valor de sensibilidad media y desvío estándar que la cronología de la matriz (Cuadro 2.5). Mayores valores de desvío estándar y sensibilidad media indican cronologías con mayor respuesta climática (Bunn et al. 2013). De manera acorde, en los remanentes de bosque, los árboles mostraron una mayor reducción en el crecimiento radial (i.e. índice de ancho

de anillo) en respuesta a eventos de sequía comparado a los árboles de la matriz (Figura 2.5). Años con precipitaciones por debajo del promedio y/o temperaturas por encima del promedio de la estación de crecimiento coinciden con reducciones muy marcadas en el crecimiento de los árboles en los remanentes, en comparación al crecimiento de los árboles de la matriz (Figura 2.5). Esto se observa en los años ya documentados de sequía regional (1922, 1942-1943, 1956-1957, 1962; Villalba y Veblen 1998) y años más recientes 1998-1999 y 2008, siendo la caída en crecimiento en 1998-1999 de similar magnitud en los dos grupos de árboles.

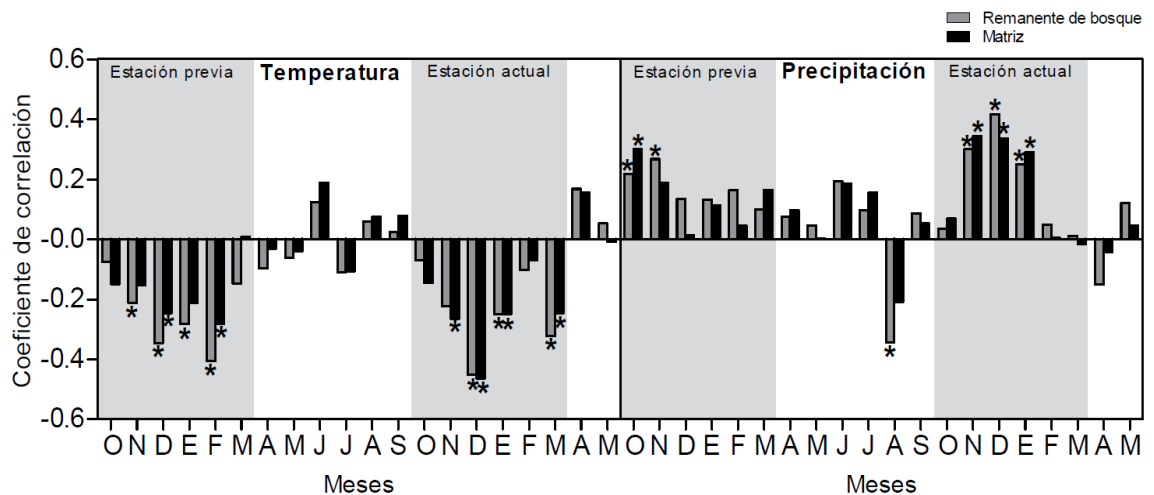


**Figura 2.5.** a) Cronologías de los remanentes de bosque (gris) y la matriz (negro) en función del tiempo. El menor crecimiento (índice de ancho de anillo) de cipreses en remanentes con respecto a cipreses creciendo en la matriz coincidió con años en que el índice de humedad se encuentra por debajo del promedio. b) Índice de humedad (línea negra) durante la estación de crecimiento calculado a partir de los desvíos mensuales de precipitación (barra azul) y temperatura (barra roja). c) Número de series de árboles por matriz (negro) y remanentes de bosque (gris) utilizadas para realizar las cronologías.

**Cuadro 2.5.** Estadística descriptiva para las cronologías de la matriz y los remanentes de bosque. Se especifica el número de sitios (N sitios) por tipo de sitio, número de series (N series), el período de tiempo que abarca la cronología, la sensibilidad media (variabilidad de año a año en el ancho de anillo), Rbar (media de la correlación entre series de distintos árboles; representa la fuerza de la variabilidad o señal común), EPS (representa el grado de expresión de la señal de la cronología; el grado en que la cronología representa una hipotética cronología perfecta), el desvío estándar medio y autocorrelación media de ambas cronologías (autocorrelación de primer orden). Se presenta  $\pm$  error estándar.

Tipo de sitio	N sitios	N series	Período de tiempo	Sensibilidad media	Rbar	EPS	Ds	Ar1
Matrices	21	33	1886-2011	$0,22 \pm 0,006$	0,24	0,85	$0,24 \pm 0,01$	$0,29 \pm 0,02$
Remanentes	22	50	1642-2011	$0,26 \pm 0,006$	0,23	0,84	$0,29 \pm 0,008$	$0,29 \pm 0,02$

Los árboles de los remanentes y la matriz mostraron una respuesta general común a las variables climáticas mensuales según el análisis de función de correlación, que además coincidió con los efectos de la precipitación y la temperatura encontrados por el modelo mixto. Sin embargo, las funciones de correlación también revelaron importantes diferencias entre la respuesta de los árboles creciendo en los remanentes y la matriz. En general, el crecimiento de los dos grupos de árboles obtuvo una correlación positiva con las precipitaciones de inicios de primavera y verano (Octubre-Enero) y una correlación negativa con la temperatura de primavera-verano (Noviembre-Febrero) durante la estación actual de crecimiento y la estación previa (Figura 2.6). Sin embargo, los coeficientes de correlación entre el crecimiento radial y la temperatura de la estación previa (Noviembre-Febrero) fue entre 30 y 50% más negativa para los árboles en los remanentes que para los de la matriz. De la misma manera, correlaciones positivas entre el crecimiento y las precipitaciones fueron mayores para los remanentes de bosque durante Noviembre, Diciembre y Febrero de la estación de crecimiento previa (Figura 2.6). Correlaciones con la precipitación y temperatura de la estación de crecimiento actual no mostraron diferencias importantes entre los árboles de los remanentes y la matriz (excepto por la alta correlación entre las precipitaciones de Diciembre y el crecimiento de los árboles en los remanentes). La precipitación de Agosto (nieve) estuvo alta y negativamente correlacionada con el crecimiento de los árboles en los remanentes.



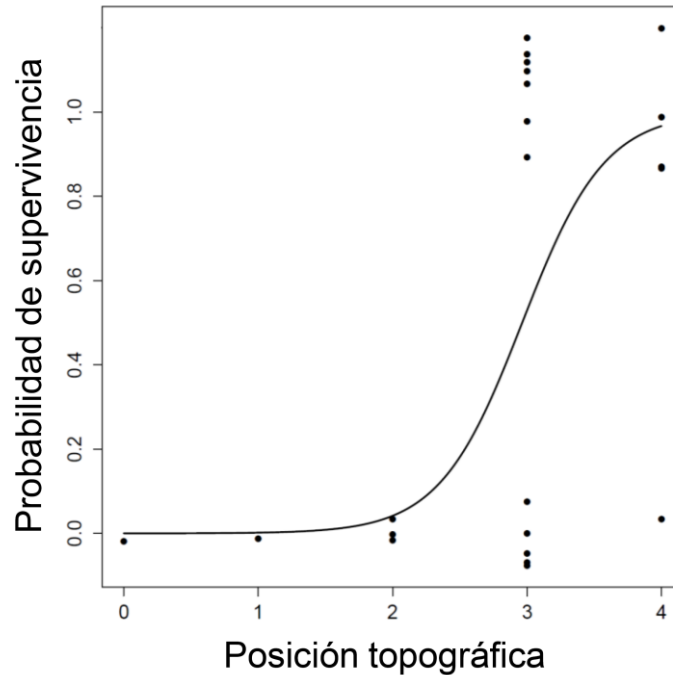
**Figura 2.6.** Funciones de correlación mostrando correlaciones más negativas entre el crecimiento radial y la temperatura (panel izquierdo) y correlaciones más positivas con las precipitaciones (panel derecho) durante la estación previa para el ciprés creciendo en remanentes de bosque (barras grises) que para el ciprés creciendo en la matriz (barras negras). En el eje x se muestran los meses, donde el primer período Octubre-Mayo corresponde al año previo a la estación de crecimiento (estación previa) y el segundo período Octubre-Mayo corresponde a la estación actual de crecimiento (estación actual). Los asteriscos negros indican correlaciones significativas entre el crecimiento y el clima.

#### 2.3.4. Supervivencia de árboles y atributos de micrositio

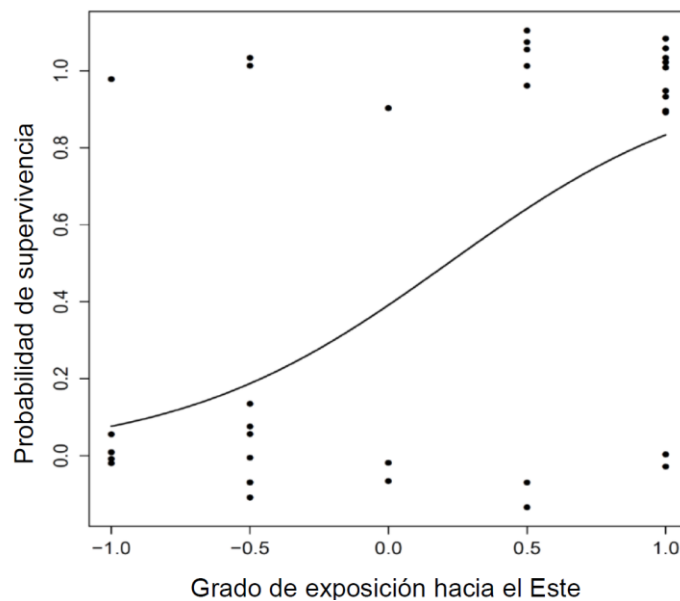
Los árboles aislados y grupos de árboles difirieron en la probabilidad de supervivencia al fuego dependiendo de los atributos biofísicos de su micrositio. Los modelos lineales generalizados revelaron que los grupos de árboles localizados en posiciones topográficas elevadas en el paisaje (loma alta y cima de loma) tienen marginalmente mayor probabilidad de supervivencia al fuego que los grupos de árboles ubicados en pie de loma, loma baja y media ( $P = 0,079$ ) (Cuadro 2.6). Esta relación fue asimétrica: ninguno de los grupos de árboles sobrevivió en posiciones topográficas bajas pero algunos grupos de árboles en posiciones elevadas murieron por el fuego (Figura 2.7). Por otro lado, árboles aislados mostraron mayor probabilidad de supervivencia en exposiciones Este, mientras que hubo mayor probabilidad de mortalidad de los árboles ubicados en exposiciones Oeste ( $P = 0,018$ ) (Cuadro 2.6). Además, árboles aislados rodeados de vegetación presentaron menor probabilidad de supervivencia ( $P = 0,032$ ; Figura 2.8). En el caso de las variables cobertura de roca y diámetro del árbol, éstas no tuvieron efecto en la supervivencia ( $P = 0,649$  y  $P = 0,211$ , respectivamente).

**Cuadro 2.6.** Parámetros estimados por los modelos binomiales para evaluar la probabilidad de supervivencia de árboles aislados (arriba) y creciendo en grupos (abajo). Las variables independientes incluidas en el modelo para los árboles aislados son: altura total de la vegetación, profundidad de suelo, cobertura de roca, cobertura total de vegetación, elevación, grado de exposición hacia el Norte y el Este, pendiente y diámetro de árbol (diámetro a la altura del tarugado). Las variables independientes incluidas en el modelo de grupos de árboles son grado de exposición hacia el Norte y el Este, cobertura total de la vegetación, altura total de la vegetación, elevación, posición topográfica, pendiente y profundidad de suelo. Se presentan los coeficientes, error estándar, valor- z y valor-p. Los efectos significativos ( $P < 0,05$ ) están en negrita.

<b>Árboles aislados</b>				
	Coeficiente	Error estándar	z-valor	p-valor
Intercepto	1,13	1,41	0,79	0,424
Diámetro de árbol	0,86	0,68	1,25	0,211
Grado de exposición al Este	4,25	1,80	2,36	<b>0,018</b>
Cobertura de roca	0,40	0,88	0,45	0,649
Elevación	1,75	1,82	0,96	0,338
Grado de exposición al Norte	1,43	0,89	1,59	0,110
Pendiente	-0,99	0,80	-1,25	0,212
Profundidad de suelo	-0,74	0,87	-0,85	0,395
Cobertura total de la vegetación	-2,26	1,06	-2,14	<b>0,032</b>
Altura total de la vegetación	-0,36	0,52	-0,68	0,494
<b>Grupos de árboles</b>				
Intercepto	-0,22	0,874	-0,25	0,800
Grado de exposición al Este	0,65	0,69	0,94	0,345
Cobertura total de la vegetación	-0,81	0,83	-0,97	0,329
Altura total de la vegetación	-0,63	0,89	-0,71	0,476
Elevación	2,03	1,57	1,29	0,195
Posición topográfica	3,99	2,27	1,75	<b>0,079</b>
Grado de exposición al Norte	-0,05	0,77	-0,07	0,943
Pendiente	0,89	1,17	0,77	0,441
Profundidad de suelo	1,25	1,13	1,10	0,270



**Figura 2.7.** La probabilidad de supervivencia de cipreses creciendo en grupo fue marginalmente mayor en posiciones topográficas elevadas (0 = pie de montaña, 1 = loma baja, 2 = loma media, 3 = loma alta, 4 = cima de la loma). Los puntos negros indican las observaciones y la curva es la ajustada por el modelo de regresión logística.



**Figura 2.8.** La probabilidad de supervivencia de cipreses aislados fue significativamente mayor en exposiciones Este (valores negativos son exposiciones Oeste, cero indica exposiciones Norte y Sur y valores positivos son exposiciones Este). Los puntos negros indican las observaciones (perturbadas para poder verlas) y la curva es la ajustada por el modelo de regresión logística.

## 2.4. Discusión

Los resultados indican que los remanentes de bosque de ciprés son producto de refugios de fuego determinísticos, más que residuos remanentes originados estocásticamente por el fuego. El fuego, interactuando con ciertos componentes biofísicos de la heterogeneidad del paisaje, genera entidades fijas en el espacio (refugios

de fuego) con características distintivas, donde árboles que se reproducen de manera obligada por semilla y sensibles al fuego, como el ciprés, tienen la capacidad de aumentar su supervivencia al fuego y el crecimiento, ante el costo de mayor vulnerabilidad a la sequía (Figura 2.9). Estos refugios permanentes en el paisaje habrían permitido la persistencia del ciprés durante períodos de incendios frecuentes y de grandes extensiones. Además, a través de su función como fuentes de semillas, habrían permitido su recolonización en grandes áreas dominadas por arbustivas rebrotantes durante períodos de baja actividad de fuego. Los remanentes mostraron atributos asociados de menor inflamabilidad que la matriz, como la alta relación roca/vegetación, lo que pudo haber reducido la severidad del fuego. Esto sugiere fuertemente que el fuego podría comportarse de manera diferente a través de estos sitios con características contrastantes, permitiendo a los árboles mayor probabilidad de supervivencia en los refugios.

Con respecto a las variables determinadas a partir de imágenes satelitales, el IVN de otoño fue el único atributo que discriminó los remanentes de la matriz. Esto fue posible a pesar que la matriz en otoño tiene naturalmente bajo IVN, ya que tiende a estar integrada por la especie arbustiva decidua *Nothofagus antarctica*. Por lo tanto, incluso teniendo una mayor dominancia de plantas siempre verdes, los remanentes tuvieron menor IVN de otoño que la matriz integrada por una especie decidua, sugiriendo baja cobertura de vegetación y alta cobertura de superficie rocosa en los remanentes. Sin embargo, las diferencias en el IVN tendieron a borrarse en verano. Quizás, el aumento en el área del IVN en general, debido a una máxima cobertura de vegetación en verano, podría estar enmascarando la importancia de baja cobertura en los remanentes, un atributo que solo emerge cuando el IVN decrece. También es posible que la gruesa resolución espacial del análisis haya generado una mezcla de la señal espectral del IVN (Dean 2003), reduciendo entonces el poder explicativo de las variables que podrían discriminar los remanentes de la matriz (e.g. pendiente, IVN, elevación, exposición).

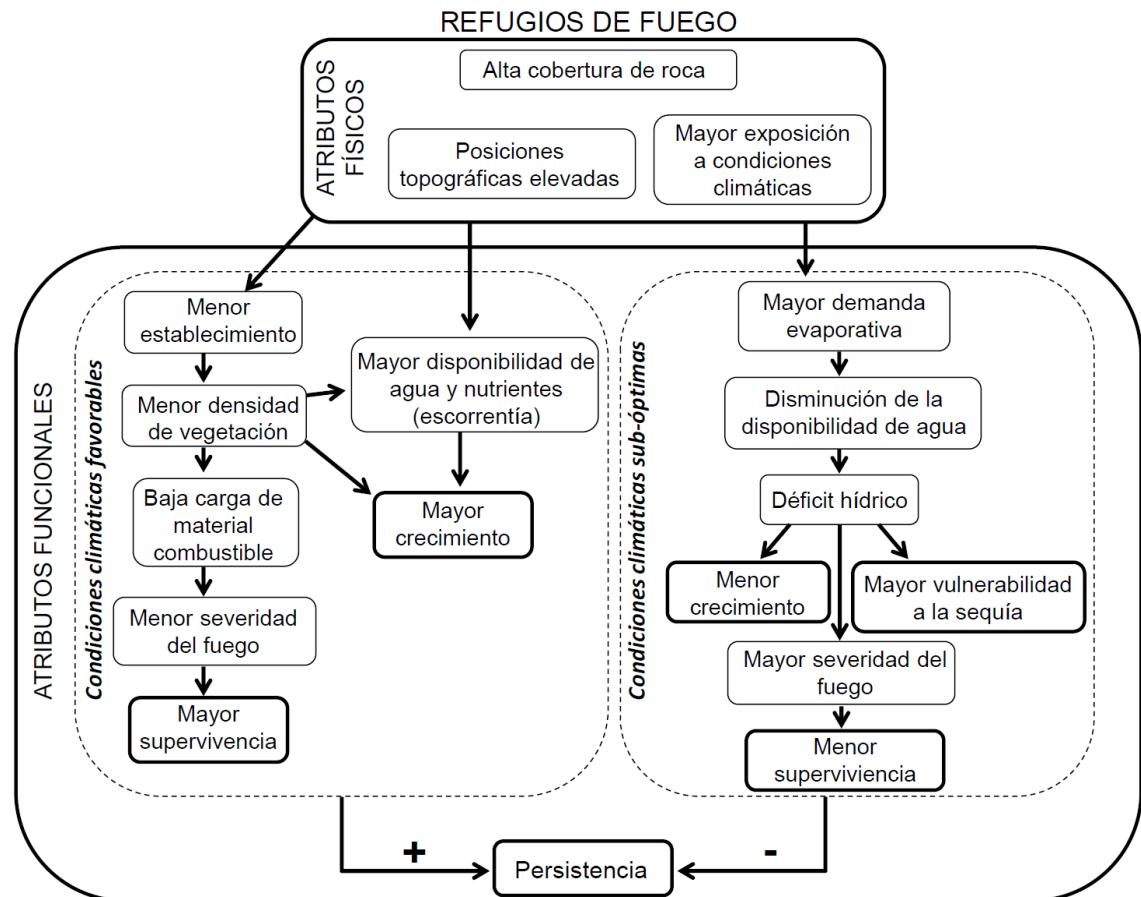
A campo, encontré que en concordancia con lo planteado en la predicción 2.1.1 los remanentes de bosque están asociados a posiciones elevadas en el paisaje y alta cobertura de roca, con baja cobertura y altura de arbustos. Esto sugiere fuertemente que la topografía y el sustrato podrían estar imponiendo restricciones a la propagación del fuego (Camp et al. 1997, Clarke 2002a, Wood et al. 2011, Leonard et al. 2014). Posiciones convexas, por ejemplo, pueden reducir la severidad del fuego y la tasa de propagación. A pesar que los remanentes estaban fuertemente asociados a posiciones elevadas en el paisaje, un número importante de los remanentes de ciprés estaban localizados en el límite entre un roquerío y la matriz, típicamente cuesta abajo del afloramiento rocoso (observación personal). La ubicación de remanentes adyacente a roqueríos podría proveer de barreras físicas al fuego, permitiendo niveles moderados de reducción de biomasa (Hunter 2003). Asimismo, esta ubicación mantiene cargas de combustible bajas al imponer restricciones al rebrote, el establecimiento y crecimiento de plantas, permitiendo una reducida frecuencia de fuego y severidad (Hunter 2003, Clarke 2002a) (Figura 2.9).

Los árboles creciendo en los remanentes eran más viejos que los que crecían en la matriz y, aún más importante, los árboles en los remanentes de bosque eran más viejos que el período de colonización europea (1880-1920), indicando que éstos efectivamente sobrevivieron la etapa de incendios de mayor extensión y frecuencia que afectó a los bosques en el noroeste de la Patagonia (Veblen et al. 2003). Abundantes

árboles jóvenes en la matriz (edad < 90 años) sugiere que los árboles creciendo en los remanentes de bosque funcionaron como fuentes de semillas dispersando y regenerando de una manera efectiva al bosque de ciprés en una matriz dominada por arbustos. Este mecanismo en el cual redes de micro-refugios (*sensu* Mackey et al. 2012) producen un efecto muy importante en la expansión del bosque, podría explicar la paradójicamente rápida tasa de expansión del bosque de ciprés en el siglo XX (Gowda et al. 2012). Los árboles que integraban los remanentes de bosque frecuentemente tenían más de una cicatriz de fuego, reflejando su supervivencia a múltiples eventos de fuego (Cuadro 2.1). Esto demuestra que los árboles sobrevivieron sucesivos incendios, probablemente por la baja severidad que adquiere el fuego en los remanentes, que por lo tanto, puede considerarse que se originaron en refugios. Este patrón de pequeña escala del mismo árbol sobreviviendo a sucesivos incendios podría ser el resultado de varios mecanismos no mutuamente excluyentes como la prevalencia de condiciones micro-ambientales xéricas, con baja carga de combustible que disminuye la severidad del fuego y aumenta la disponibilidad de recursos para los individuos que logran establecerse, lo que permite que los árboles sobrevivientes adquieran tamaños más grandes y resistentes (Figura 2.9).

A diferencia de lo planteado en la predicción 2.1.2, los árboles creciendo en los remanentes muestran entre dos y tres veces mayor IAB anual que los árboles de la matriz, incluso teniendo en cuenta la edad. Su ubicación cercana a afloramientos rocosos (generalmente alrededor de la base) podría permitir a los árboles recibir agua y nutrientes provenientes de la escorrentía de la roca, no disponibles en cambio, para los árboles creciendo en el medio del roquerío o en la matriz (Szarzynski 2000, Büdel et al. 2000). Por otro lado, en el afloramiento rocoso son escasos los micrositios adecuados para el establecimiento de plántulas, resultando en una baja densidad de árboles y por lo tanto, mejores condiciones lumínicas para cada árbol que logra establecerse (Figura 2.9). Estas condiciones podrían permitir mayores tasas de crecimiento de los árboles, lo que consecuentemente permitiría que adquieran más rápidamente tamaños resistentes al fuego y por lo tanto mayor probabilidad de supervivencia al fuego (Ordóñez et al. 2005, Lawes et al. 2011). Aunque en este trabajo los remanentes y la matriz no difirieron en densidad de árboles, durante los primeros años post-fuego la densidad probablemente haya sido mayor en la matriz, dado a un rápido rebrote y revegetación de las especies arbustivas, comparado a la lenta regeneración en los roqueríos dado por las condiciones limitantes para el establecimiento y crecimiento. Por lo tanto el proceso de competencia sería más importante en la matriz. Esto a la vez podría explicar el superior IAB de los árboles de remanentes comparado a los de la matriz a edades tempranas (Figura 2.4). Por lo tanto, los pocos árboles que fueron capaces de establecerse en el roquerío y los que sobrevivieron al fuego, podrían haber crecido en un sitio con menor competencia, y de esta manera alcanzar mayor IAB anual (Figura 2.9). Contrariamente, la competencia con los arbustos en la matriz podría ser parte de la explicación del menor IAB detectado en los árboles que crecían en la matriz.





**Figura 2.9.** Esquema que sintetiza los atributos físicos (arriba) y funcionales asociados (abajo) de los refugios de fuego. Las condiciones de alta cobertura de roca, elevación y exposición a condiciones climáticas, permiten una baja tasa de establecimiento, lo que repercute (al menos durante un período inicial post-fuego) en una baja densidad de la vegetación, es decir, menor carga de combustible. Esto genera que el fuego en los refugios sea de menor severidad, permitiendo la supervivencia de especies arbóreas sensibles al fuego. Asimismo, la menor densidad de vegetación (que también puede originarse por una baja cantidad de individuos sobrevivientes al fuego) permite que el agua y nutrientes que provienen de la escorrentía de la roca, estén disponibles para una menor cantidad de individuos lo que posibilita una mayor tasa de crecimiento de los mismos. Todo esto es posible principalmente durante condiciones climáticas favorables (izquierda), las cuales aseguran la persistencia de las especies sensibles al fuego en los refugios. Sin embargo, durante condiciones climáticas sub-óptimas (i.e. años secos, derecha), una mayor demanda evaporativa produce una menor disponibilidad de agua en el suelo, lo que deviene en un déficit hídrico que genera menor crecimiento de los árboles y mayor vulnerabilidad a la sequía. Asimismo, la sequía y por ende la mayor cantidad de combustible seco, genera un aumento de la severidad del fuego, lo que podría atentar contra la supervivencia de las especies arbóreas sensibles y a la vez contra su persistencia en refugios.

A pesar de tener tasas de crecimiento medias más altas que los árboles de la matriz, los árboles en los remanentes fueron más susceptibles a la variabilidad climática. En general, el crecimiento de los árboles en remanentes fue más sensible a la variabilidad inter-anual de temperatura y precipitación, un patrón encontrado previamente para esta especie en roqueríos (Villalba y Veblen 1997a) y en sistemas similares (Houle y Delwaide 1991). Si bien los valores de sensibilidad y desvío estándar obtenidos para las cronologías de la matriz y de los remanentes no difieren tan marcadamente como las diferencias encontradas por Villalba y Veblen (1997), los valores de sensibilidad media de los árboles de la matriz y de los remanentes mostraron

una tendencia coincidente con los valores que los autores reportan (mayor valor en sitios de roquerío). Es adecuado considerar que a diferencia del citado trabajo donde los sitios bajo estudio contrastan de manera importante respecto a las condiciones de precipitación y temperatura, los árboles muestreados en esta tesis se encontraban creciendo bajo las mismas condiciones climáticas, pero distintas condiciones micro-ambientales. Por lo tanto, es esperable que los valores de sensibilidad media no sean tan distintos entre sí. Pese a eso, las funciones de correlación indicaron una mayor respuesta climática en el caso de los árboles creciendo en los remanentes. Además, los árboles de los remanentes mostraron reducciones en el crecimiento más marcadas en respuesta a años secos (Figura 2.9). Como fue evidenciado por las funciones de correlación, los árboles que crecen en los remanentes mostraron altas correlaciones con las precipitaciones, que se extendieron durante la estación de crecimiento previa. Este es un patrón que coincide con funciones de correlación reportadas en trabajos previos sobre ciprés (Villalba y Veblen 1997a), pero en este capítulo encontré que ocurre de manera más importante para los árboles creciendo en los remanentes lo que sugiere una mayor dependencia de las precipitaciones por parte de éstos. En este sentido, sequías que afecten más de una estación de crecimiento, podrían afectar más fuertemente a estos árboles que a los que crecen en la matriz, dado que la mayor demanda evaporativa de los micrositios en los roqueríos podría generar déficits hídricos (Villalba y Veblen 1997a, Szarzynski 2000) (Figura 2.9). Este podría ser el mecanismo que explica la muerte masiva relacionada a eventos de sequía documentada para el ciprés en afloramientos rocosos durante sequías de más de un año (Villalba y Veblen 1998). Si bien se ha indicado que el ciprés es una especie que reduce los riesgos nocivos de la sequía a partir de un cerramiento temprano de los estomas, ante sucesivos eventos de sequía o sequías prolongadas este mecanismo genera un detrimento del crecimiento (ante menor fijación de C) y posteriormente excesos de radiación podrían producir daño foliar (Gyenge et al. 2007). Esto podría explicar, cómo el último evento de sequía registrado en las series de crecimiento, representó la mayor reducción en crecimiento de los árboles en los remanentes, pese a que ese evento no fue históricamente el más severo (Figura 2.5). En el caso de la respuesta negativa del crecimiento de los árboles en los remanentes a la precipitación de Agosto, podría ser explicada por la acumulación de nieve y hielo que puede producir daño en el cambium (Homma 2009). Esto afecta negativamente el crecimiento radial de los árboles, y particularmente de los árboles que crecen en los roqueríos, los cuales están más expuestos a condiciones climáticas adversas.

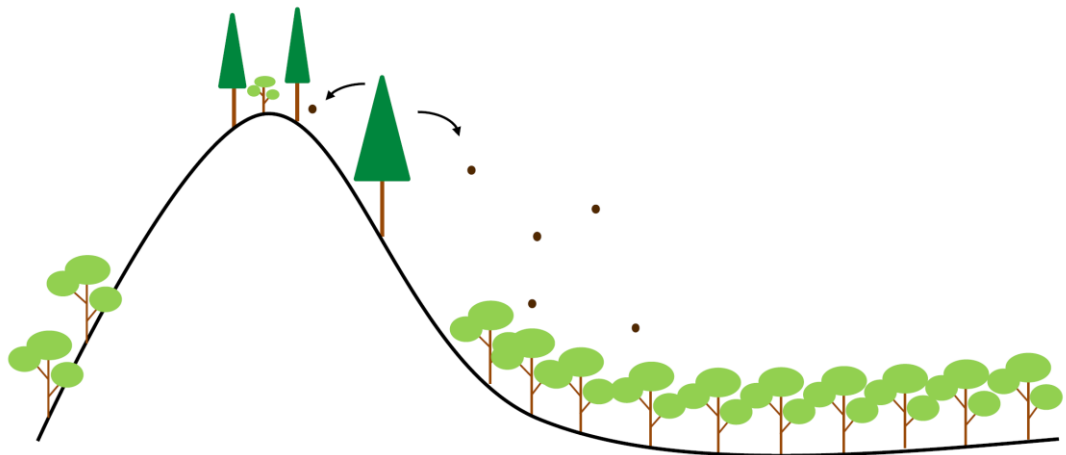
Con respecto a la probabilidad de supervivencia en micrositios, los grupos de árboles tuvieron mayor probabilidad de sobrevivir en la cima de las lomas, lo cual coincide con lo planteado en la predicción 2.1.3. Esto puede deberse a que la probabilidad de ocurrencia de fuego decrece ante incrementos en la elevación, debido a una reducción en la cobertura de vegetación y consecuentemente de la carga de combustible (Wood et al. 2011). Por otro lado, árboles de ciprés creciendo aislados tuvieron mayor probabilidad de supervivencia cuando estaban rodeados de escasa vegetación y cuando se ubicaban en exposiciones Este, probablemente debido a que de este modo, están naturalmente protegidos por la montaña de los vientos predominantes oeste-este de la región y consecuentemente del fuego. Sin embargo, contrario a lo planteado en la predicción 2.1.3, y a pesar que la cobertura de roca estuvo fuertemente asociada a los remanentes de bosque de ciprés, ni la cobertura de roca ni la posición en laderas de mayor pendiente aumentó la supervivencia de árboles. Esto sugiere que podría haber otro atributo, distinto a la cobertura de roca, que estaría permitiendo a los

árboles sobrevivir al fuego (e.g. estar ubicado en exposiciones Este). Finalmente, contrario a lo que fue encontrado para otras especies de árboles (Ordóñez et al. 2005, Lawes et al. 2011) y lo planteado en la predicción 2.1.3, el diámetro de los individuos no afectó la supervivencia del ciprés, lo que puede deberse a que tiene una corteza fina. Por lo tanto, considero que la supervivencia de árboles al fuego está más asociada a la heterogeneidad dentro del refugio (i.e. cobertura de arbustivas y herbáceas y topografía) y a las condiciones climáticas durante el evento de fuego, que a atributos inherentes al árbol (Perera et al. 2009).

En este capítulo, en concordancia con la hipótesis 2.1, pude determinar que los remanentes de bosque de ciprés en el noroeste de la Patagonia son realmente entidades persistentes, que se originaron en refugios de fuego, ya que están asociados a atributos biofísicos particulares, que determinísticamente explican como los árboles creciendo en estos sitios sobrevivieron a múltiples eventos de fuego. También, pude establecer que estos refugios son funcionalmente importantes, ya que además de la capacidad de ejercer protección a árboles sensibles al fuego, árboles individuales creciendo en los refugios mostraron, contrario a lo esperado, mayores tasas de crecimiento que los árboles creciendo en la matriz. Esto podría deberse a una reducida competencia por luz como consecuencia de menor densidad del rodal y/o debido a mayor disponibilidad de recursos que escurren de la roca. Sin embargo, mientras que los árboles en los refugios revelaron respuestas positivas más fuertes a años climáticamente favorables y altas tasas de crecimiento medias de largo plazo, también redujeron drásticamente su tasa de crecimiento durante eventos de sequía. Por lo tanto, los refugios en esta región podrían convertirse en ambientes extremadamente severos y riesgosos durante sequías, dado que podrían incrementar la probabilidad de muerte inducida por este evento (Villalba y Veblen 1998). Teniendo en cuenta las tendencias asociadas de incremento en la sequía y severidad del fuego debido al cambio climático (IPCC 2014, Flannigan et al. 2009), los refugios de fuego serán clave para la persistencia de especies sensibles al fuego y que se reproducen de manera obligada por semilla, dado que actúan como la memoria ecológica del paisaje (Turner et al. 1998). Sin embargo, los resultados de este capítulo resaltan la existencia de una relación de compromiso (i.e. trade-off) que podría estar involucrada en el funcionamiento de refugios: atributos biofísicos específicos que podrían aumentar la supervivencia al fuego y el crecimiento durante períodos climáticamente favorables, podrían incrementar la vulnerabilidad a la sequía en períodos con condiciones climáticas subóptimas (Mackey et al. 2012) (Figura 2.9). Esta relación de compromiso puede presentar desafíos importantes para la conservación de sitios que protejan especies arbóreas sensibles al fuego, dado que los refugios si bien protegen a los árboles del fuego, podrían no ser sitios efectivos para la persistencia en escenarios climáticos futuros que indican mayor severidad y extensión de sequías (Flannigan et al. 2009, IPCC 2014).

### CAPITULO III

#### Dispersión de semillas de ciprés desde refugios y la recolonización de áreas quemadas



### 3.1. Introducción

La dispersión de semillas es un proceso crítico para la persistencia regional de plantas, ya que permite el movimiento de los individuos en el paisaje, posibilitando la contracción y avance de las especies según cambios en las variables ambientales (Parmesan y Yohe 2003, Levine y Murrell 2003). En este sentido, el estudio de la dispersión de semillas cobra vital importancia, especialmente para las especies que carecen de reproducción vegetativa o de capacidad de rebrote luego de disturbios. La dispersión de semillas no solo permite la persistencia, si no que la disposición espacial en la que se depositan influye fuertemente en la estructura y dinámica de las comunidades vegetales (Clark y Ji 1995, Nathan y Muller-Landau 2000). La variabilidad espacial en la lluvia de semillas determina si la descendencia se localizará en sitios apropiados para establecerse y la importancia de las interacciones denso-dependientes inter e intra-específicas que ocurren posteriormente (Clark y Ji 1995). Sin embargo, la llegada de semillas a un sitio no asegura su establecimiento. Contrariamente, las condiciones del sitio (i.e. sustrato, radiación que llega al suelo, etc.) determinan su probabilidad de establecimiento (Clark et al. 1998a, LePage et al. 2000). En este sentido, el establecimiento de las plántulas es otro de los procesos que influye en la dinámica de la vegetación (Ribbens et al. 1994). Por ejemplo, el establecimiento durante los años en que no ocurren incendios, en áreas propensas a este disturbio, determina la ubicación que tendrán las plantas cuando ocurra un nuevo incendio y esto puede determinar su probabilidad de supervivencia (Whelan 1986). Por lo tanto, la estimación de la distancia a la que se dispersan las semillas desde la planta madre y la cuantificación de los factores que afectan a la probabilidad de establecimiento son indispensables para entender la dinámica de plantas.

La dispersión de semillas en especies sensibles al fuego resulta un proceso clave para que éstas recolonicen áreas quemadas. Las especies que se reproducen por semilla de manera obligada, no forman bancos de semillas en el suelo y no poseen la capacidad de rebrotar, son más sensibles al fuego, aún cuando cuentan con atributos que le otorgan resistencia (Clarke 2002a; Pausas y Lavorel 2003; Pausas et al. 2004). Dado que según resultados del capítulo II de esta tesis, los refugios de fuego permitirían determinísticamente la supervivencia de especies de reproducción obligada por semilla, son los sitios que con mayor probabilidad van a funcionar como fuentes de propágulos post-fuego. Esto se asocia a la elevada ubicación topográfica que caracteriza a los refugios (Camp et al. 1997, Clarke 2002b, Wood et al. 2011), lo que podría permitir que las semillas se dispersen a mayor distancia. Contrariamente, un parche remanente que, pese a estar inmerso en una matriz de vegetación sobrevivió estocásticamente al fuego, no sería tan efectivo en la dispersión de semillas, ya que si la matriz de vegetación es densa las semillas no podrían atravesar grandes distancias. Por otro lado, en los refugios, plantas madre que sobrevivieron a múltiples incendios previos serán de un tamaño importante, lo que también permitiría que la producción de semillas sea mayor (Ribbens et al. 1994). Por esto, la existencia de refugios en el paisaje sería clave para la recolonización de estas especies y la ocurrencia de procesos sucesionales. Sin embargo, no existen trabajos que hayan evaluado el potencial de refugios de fuego como fuentes de semillas post-disturbio, es decir, que hayan evaluado por ejemplo su capacidad de dispersión a grandes distancias.

La distancia de dispersión puede representarse mediante funciones matemáticas llamadas “kernels” que cuantifican la probabilidad de que una semilla se deposite a distintas distancias de la planta madre (Clark et al. 1999). Una característica importante

de estos kernels es la forma en que la “cola” de la probabilidad decae con la distancia a la madre. Análisis teóricos de dinámicas de expansión de poblaciones muestran que si la cola del kernel de dispersión decae más rápido o tan rápido como una exponencial ( $\exp(-b \cdot \text{distancia})$ ), donde  $b$  es la tasa de decrecimiento), el avance de la población ocurre a una velocidad constante y formando un claro frente de avance (Shigesada y Kawasaki 1997). Cuando las colas del kernel de dispersión decaen más lentamente que una exponencial de manera que distancias largas de dispersión son raras pero posibles, se dice que el kernel es de “cola gorda”. En contraste con lo que ocurre para kernels con colas exponenciales, el avance de una población que se dispersa con kernels de cola gorda se realiza de a saltos y de forma acelerada. Esto se debe a que cada tanto se van formando nuevos núcleos de la población a distancias largas de la zona de origen (Kot 1996, Clark et al. 2001). Resulta importante entonces no sólo estimar distancias promedio de dispersión sino poder caracterizar la forma de la “cola” de la dispersión.

La región del noroeste de la Patagonia (Argentina) resulta un sistema ideal para estudiar el proceso de dispersión por viento y evaluar la capacidad de las especies para recolonizar áreas afectadas por disturbios. En esta región, las especies arbóreas que se reproducen de manera obligada por semilla, dependen de la dispersión por viento. Es el proceso que ha permitido su recolonización en las extensas áreas afectadas por fuego (Veblen et al. 2003); sin embargo, muy escasa atención se le ha dado a su estudio. Por ello, en este capítulo me focalicé en el estudio de dos de los procesos que comprenden la expansión del bosque de ciprés, que son la dispersión de semillas y el establecimiento de los renuevos. Estudios previos sugieren que la mayoría de las semillas cae a menos de 20 metros de los individuos femeninos de ciprés (Gobbi y Sancholuz 1992, Rovere et al. 2005, Kitzberger y Veblen 1999). Pero algunos autores han encontrado que la distancia máxima a la cual llegan las semillas es de 60 metros de la planta madre (Rovere y Fritz 2006, Kitzberger 1994), existiendo un registro de distancia de a 200 m de una planta madre (Schmaltz 1992). Por otro lado, es sabido que las semillas necesitan de micrositios particulares para germinar y establecerse, especialmente sitios con presencia de mantillo que retenga humedad y sitios con protección frente a la luz solar directa y la ocurrencia de heladas (Gobbi y Schlichter 1998, Raffaele y Veblen 1998, Kitzberger et al. 2000). Los estudios sobre la dispersión se han basado mayormente en la instalación de trampas de semillas y de estimación de distancias promedio de dispersión. Tener en cuenta otros parámetros, como el potencial reproductivo de los individuos femeninos de ciprés y la distribución espacial de individuos femeninos y renuevos, brindaría una estimación de la distancia de dispersión con mayor precisión (Ribbens et al. 1994, Schurr et al. 2008). Asimismo, combinarlo con la cuantificación de la probabilidad de establecimiento en distintas condiciones de micrositio y cobertura contribuiría a entender la dinámica de expansión de esta especie (Sagnard et al. 2007). De este modo, se podría inferir el potencial que tienen los refugios como fuente de propágulos y como núcleos de expansión luego del fuego.

El objetivo de este capítulo es estudiar la dinámica de expansión post-fuego del bosque de ciprés desde remanentes de bosque en refugios, haciendo foco en los procesos de dispersión y establecimiento. Por lo tanto, los objetivos específicos son caracterizar el kernel de dispersión de semillas de ciprés, determinar la capacidad de dispersión a larga distancia (si presenta cola gorda o no) y establecer qué factores afectan la probabilidad de establecimiento de renuevos de ciprés. Para estudiar la dinámica de dispersión utilicé un enfoque de modelado inverso, que se basa en la estimación de la capacidad reproductiva de los individuos femeninos y la dispersión de

semillas a partir del tamaño de las plantas madre y de la distribución espacial de éstas y los renuevos (o semillas) (Ribbens et al. 1994, Schurr et al. 2008).

## 3.2. Materiales y Métodos

### 3.2.1. Especie bajo estudio

El ciprés de la cordillera es una especie que se reproduce de manera obligada por semilla. Si bien se ha observado reproducción vegetativa de esta especie en poblaciones marginales de Chile y la estepa patagónica argentina, es un mecanismo considerado raro y únicamente ocurre cuando la planta se encuentra limitada en su capacidad de reproducción sexual (Le Quesne et al. 1994, Gallo et al. 2004). El ciprés es una especie dioica, es decir que hay individuos que presentan únicamente estructuras reproductivas femeninas y otros que presentan estructuras reproductivas masculinas (Brión et al. 1993). Tanto los árboles femeninos como masculinos alcanzan su madurez sexual alrededor de los 20 años y a unos 5 cm de DAP (Nuñez y Rovere 2005). Cada cono femenino desarrolla entre 2 y 4 semillas aladas. Al madurar, los conos se abren y acontece la dispersión de semillas mediada por el viento (Nuñez y Rovere 2005). La dispersión ocurre en otoño, mientras que la germinación pasado el invierno (Rovere et al. 2005).

### 3.2.2. Sitio de estudio

El muestreo fue realizado en el área del Cerro Catedral y Lago Gutiérrez, en los mismos remanentes de ciprés localizados en esta área para el capítulo II de la presente tesis. Estas áreas fueron afectadas por un incendio en 1996 y 1999, respectivamente (Bran et al. 1996, Salguero 2000). El área de estudio es ideal para llevar a cabo el objetivo planteado, dado que el incendio había ocurrido recientemente y, por lo tanto, la superficie estaba dominada mayormente por matorral. Las especies arbustivas dominantes en el área eran *Nothofagus antarctica* (ñire), *Fabiana imbricata* (palo piche), *Berberis* sp., *Baccharis obovata*, *Discaria chacaye* (chacay), *Gaultheria mucronata* (chaura), *Schinus patagonicus* (laura) y *Maytenus boaria* (maitén). Esto permitió divisar con facilidad los remanentes de ciprés (Foto 2.1). La metodología acerca de la localización de los remanentes, y los criterios que debían cumplir para ser considerados remanentes, se encuentra detallada en el capítulo II, sección 2.2.2. Asimismo, las características ecológicas y la ubicación de cada uno de los remanentes se encuentran en el Cuadro 2.1 (Capítulo II). Todos los remanentes estaban compuestos por al menos un individuo femenino de ciprés sobreviviente al fuego. La presencia de ejemplares femeninos en los remanentes era un criterio excluyente dado que el objetivo era estudiar la dispersión de las semillas a partir de los remanentes. Como el muestreo fue realizado en el verano de 2013 (entre Enero y Marzo) esto facilitó la identificación de los individuos femeninos, por un lado porque es la época en que los individuos femeninos de ciprés presentan los conos. Los conos son de color verde claro brillante, lo que permitió divisarlos a la distancia (Foto 3.1). Por otro lado, el 2013 fue un año de producción de semillas extraordinaria por lo que todos los individuos femeninos presentaban una gran cantidad de conos, a diferencia de años normales en los que no todos los ejemplares femeninos están reproductivos y los que lo están, suelen presentar una menor cantidad de conos. Esto permitió con seguridad identificar todos los individuos femeninos en el área (incluso aquellos que pudieran encontrarse inmersos en el matorral), lo que es indispensable para utilizar el enfoque de modelado inverso, dado que requiere el registro de la ubicación espacial de todas las plantas madre del sitio.



### 3.2.3. Muestreo

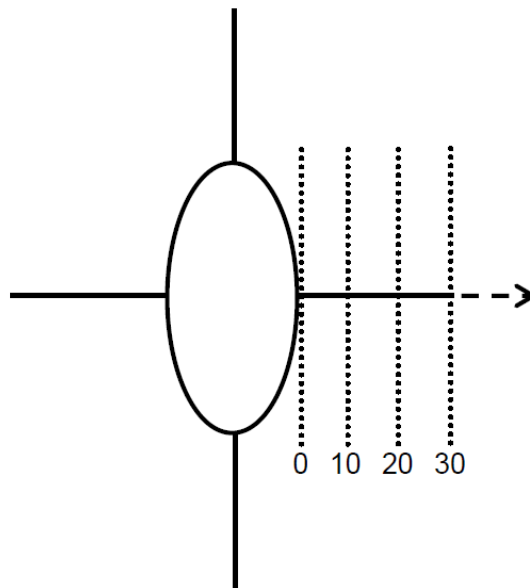
Con el objetivo de evaluar el proceso de dispersión de semillas registré la ubicación espacial de todas las plantas madre, juveniles y renuevos de ciprés. Para esto, en cada uno de los 7 refugios, primero hice una recorrida delimitando un polígono con un GPS dentro del cual incluía a todos los individuos femeninos (Figura 3.1). Dentro del polígono realicé un censo de todos los cipreses vivos adultos, juveniles y renuevos. Consideré árboles adultos a los que presentaban conos femeninos o masculinos independientemente de su altura; juveniles si eran mayores a 20 cm y menores a 2 metros de altura y no presentan conos; y renuevos a todos los cipreses menores a 20 cm de alto. Registré la ubicación de cada individuo adulto, juvenil y renoval con un GPS (Figura 3.2), y en el caso de los adultos también identifiqué si eran masculinos o femeninos. Además medí el DAP a todos los individuos femeninos presentes y registré si presentaban conos (Foto 3.1) y el porcentaje de copa viva (que da una idea de su estado de vitalidad y capacidad reproductiva). Dadas las características xéricas de los refugios (Foto 3.1; alta proporción de roca, escasa humedad y alta radiación por la baja cobertura de vegetación), los individuos de ciprés adultos, pese a que tenían entre 42 y 96 años de edad, eran frecuentemente de un diámetro y altura pequeños. Por ello, en estos casos les medí el DAB (diámetro basal) cuando eran individuos que no llegaban a los 2 metros de altura.



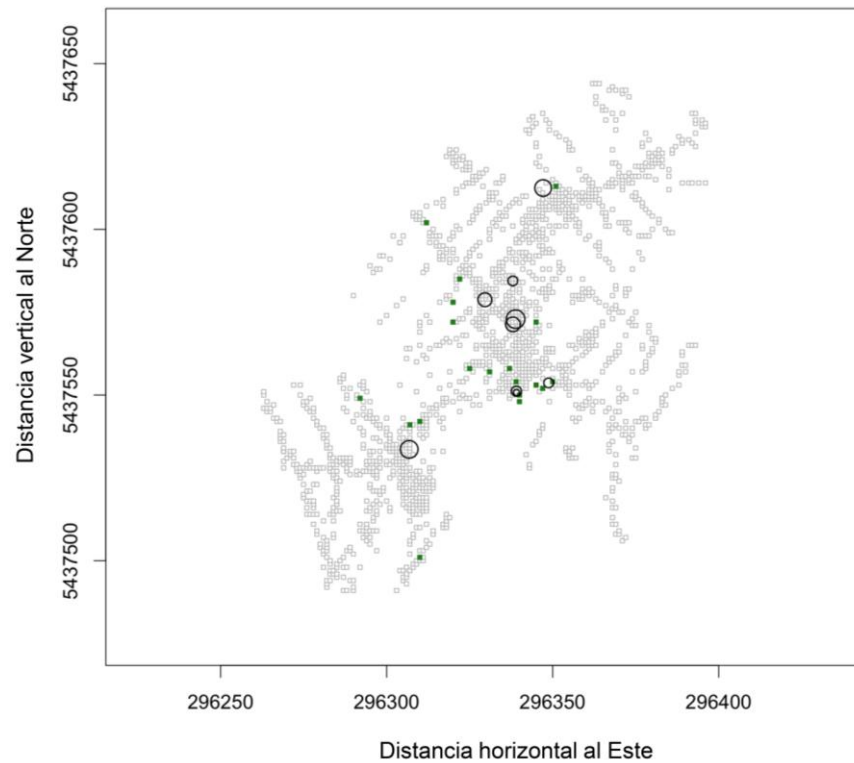
**Foto 3.1.** Individuos femeninos de ciprés en un refugio de la zona de Catedral. Se pueden observar los conos contrastantes en sus copas.



Con el objetivo de facilitar la búsqueda de los renuevos y juveniles de ciprés en el matorral y registrar su ubicación espacial, dispuse transectas radiales alejándome del polígono de individuos femeninos y otras transectas perpendiculares a estas, es decir paralelas al polígono (Figura 3.1). Las transectas radiales eran de 1 metro de ancho y como mínimo de 30 metros de largo y estaban orientadas hacia los cuatro extremos opuestos desde el polígono de individuos femeninos. Luego, sobre cada una de las transectas radiales, cada 10 metros y hasta los 30 metros, dispuse las transectas perpendiculares de 1 metro de ancho por 60 metros de longitud (Figura 3.1). Establecí que las transectas radiales serían de 30 metros de longitud, ya que en esta área el matorral es extremadamente denso y cerrado lo que dificultaba altamente acceder y transitarlo tanto para disponer la transecta como para la búsqueda de renuevos en el sotobosque. Sin embargo, en los sitios en que encontré renuevos en la transecta perpendicular de los 30 metros, extendí la transecta longitudinal por 10 metros más, donde dispuse una nueva transecta perpendicular de 60 metros, para corroborar si seguía encontrando renuevos más lejos, lo que seguí repitiendo hasta no encontrar más renuevos. Por ello, las transectas radiales finalmente terminaron siendo de una longitud entre 30 y 130 metros. En todas las transectas, registré con un GPS la ubicación espacial de todos los renuevos y juveniles que encontré (Figura 3.2).



**Figura 3.1.** Esquema de la disposición de transectas radiales de 30 metros (líneas llenas) y de las transectas perpendiculares de 60 metros (líneas punteadas; únicamente representadas en la transecta derecha a modo de simplificación) a partir del polígono de individuos femeninos, el cual se encuentra esquematizado por el óvalo. La flecha punteada indica la posibilidad de extender la transecta 10 metros más en los casos en que encontré renuevos de ciprés en la transecta perpendicular de los 30 metros. Los números indican la distancia en metros a la cual se disponían las transectas desde el polígono.



**Figura 3.2.** Representación espacial de la ubicación de plantas madre de ciprés (círculos negros) y renuevos (cuadrados verdes) en uno de los sitios de estudio en Cerro Catedral. El tamaño de los círculos es proporcional al área basal de la planta madre. Los cuadrados grises representan el área recorrida en busca de renuevos y plantas madre (vacíos cuando no se encontraron renovales). Las coordenadas son UTM (metros).

Con el objetivo de evaluar la probabilidad de establecimiento, de todos los renuevos y juveniles registrados en los censos y transectas de todos los refugios, registré las características de micrositio de 314 de ellos en  $1 \text{ m}^2$  alrededor de cada uno. Para caracterizar el micrositio donde no se encontraban creciendo renuevos, dispuse al azar parcelas control de  $1 \text{ m}^2$ : Cuatro parcelas al azar dentro del polígono de individuos femeninos y una parcela al azar sobre el área de cada una de las transectas perpendiculares (en total son 124 parcelas control entre todos los refugios). Para caracterizar el micrositio, registré el tipo de sustrato en el que se encontraban creciendo los renuevos o el sustrato de las parcelas control (hojarasca, ceniza, detritos grandes -cortezas y hojas sueltas- o piedras). Si era hojarasca, se medía su espesor. También registré si el renewal crecía bajo protección de un árbol, arbusto, herbáceas o ramas o sin protección (cielo abierto). Se lo consideró como creciendo bajo protección siempre que el renewal se encontrara creciendo debajo del dosel de otra planta. En el caso que crecía con protección, medí la altura de la protección. De esta manera obtuve datos de presencia-ausencia de renuevos y características de micrositio asociadas (Foto 3.2).



**Foto 3.2.** Renuevos de ciprés creciendo sobre un mantillo de hojarasca de ciprés.

### **3.2.4. Análisis de datos**

#### **3.2.4.1. Probabilidad de establecimiento de renuevos**

Para calcular la probabilidad de establecimiento de los renuevos de ciprés, ajusté un modelo lineal generalizado (función glm en el programa R) con distribución binomial (función de enlace logit). Las variables explicativas acerca del sustrato eran presencia-ausencia de: hojarasca, ceniza, detritos grandes, piedras y la variable cuantitativa espesor de la hojarasca. Las variables explicativas referidas al tipo de protección eran presencia-ausencia de: un árbol, arbusto, herbáceas o ramas o sin protección (cielo abierto), y la variable cuantitativa de altura de la protección. Luego de evaluar posible multicolinealidad excluí a las variables ceniza y altura de la protección, ya que correlacionaban altamente con las demás variables del modelo. Las variables de referencia del modelo eran sustrato de piedras y sin protección (cielo abierto), ya que estas serían las peores condiciones para que un renuevo pueda establecerse. Por lo tanto, no las incluí en el modelo como variables predictoras y su importancia está reflejada en el intercepto del modelo. De esta manera el efecto de cada variable predictora tiene que ser comparada en relación a esa situación de referencia.

#### **3.2.4.2. Estimación de la dispersión y la probabilidad de establecimiento mediante modelado inverso**

Para estimar la producción de semillas y la función de probabilidad de distancia de dispersión (kernel), utilicé modelado inverso (Ribbens et al. 1994). La idea detrás de estos métodos es modelar los procesos que dan origen a los patrones espaciales observados de densidad de renuevos o semillas (Schurr et al. 2008). La estimación de la distancia de dispersión a partir de la ubicación de renuevos (y no de semillas), si bien es un método relativamente práctico de medir a campo, conlleva cierta incertidumbre ya

que solo se consideran las semillas que se establecieron exitosamente y no aquellas semillas que llegan a un sitio pero no logran establecerse. En primer lugar, mediante las coordenadas de los tracks registrados por el GPS al efectuar las transectas y el censo, se estableció el área recorrida por sitio. Además, se utilizaron las coordenadas de cada renuevo e individuo femenino de ciprés para determinar su ubicación dentro del área recorrida (Figura 3.2). Posteriormente, para cada sitio de estudio (i.e. cada refugio) se confeccionó una grilla con celdas de  $1 \text{ m}^2$  que cubría toda el área recorrida mediante las transectas. Se consideró a cada celda como una parcela de muestreo, en la que se contó la cantidad de renuevos presentes. Posteriormente, se calculó la distancia entre todos los individuos femeninos y todas las parcelas, tuviera o no renuevos (Figura 3.3). La llegada de semillas a cada parcela fue modelada como la sumatoria de las sombras de semillas de todas las plantas madre del sitio. El número esperado de semillas que llega a una parcela " $j$ " ( $\hat{s}_j$ ) puede representarse como

$$\hat{s}_j = \sum_{i=1}^m Q_i \times f(r_{ij}) \times A_j$$

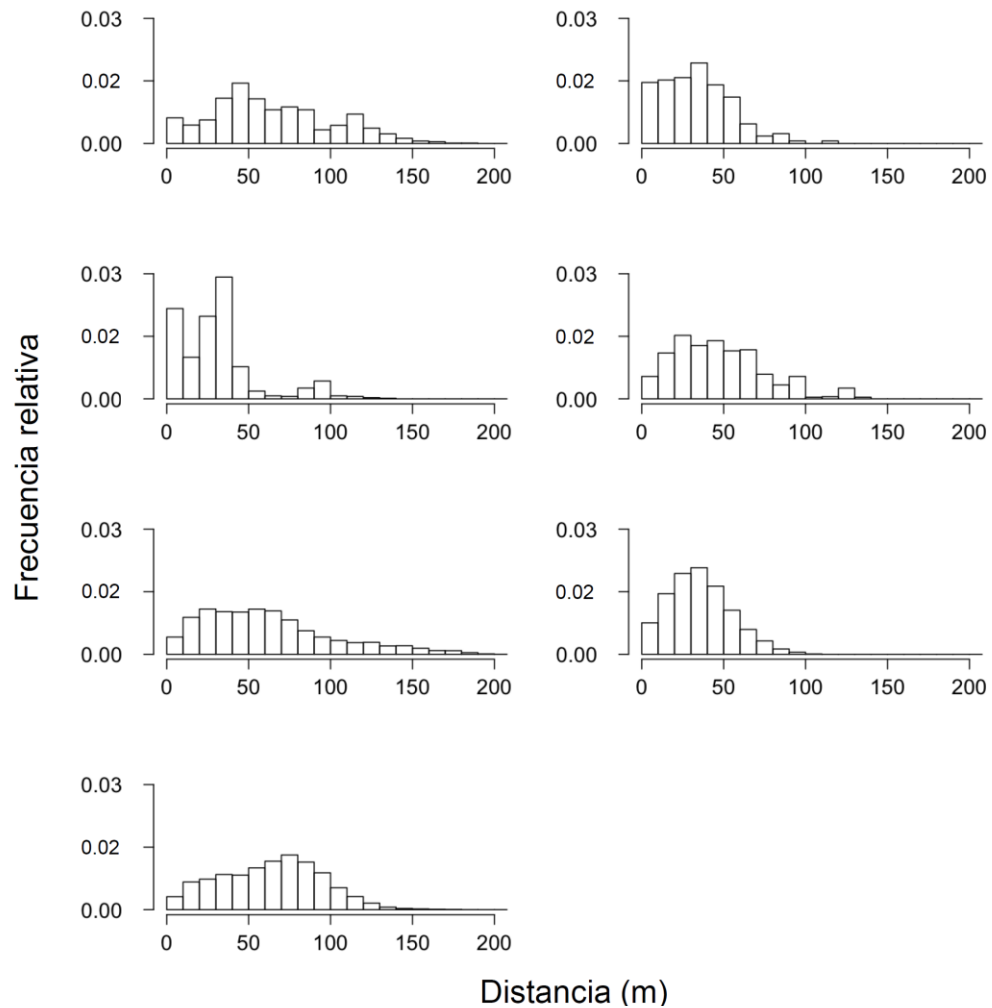
donde la suma se hace entre todas las  $m$  madres presentes en el sitio. Cada una de estas madres aporta  $Q_i$  semillas que llegan hasta la parcela  $j$  con probabilidad dada por el kernel de dispersión  $f$  y de acuerdo con la distancia  $r_{ij}$  entre la madre  $i$  y la parcela  $j$  y el área  $A$  de la parcela (un metro cuadrado en este caso). Para modelar la producción de semillas por año usé una función lineal:

$$Q = b \times g \times v$$

donde  $b$  es un parámetro de fecundidad que hay que estimar, mientras que  $g$  y  $v$  corresponden al área basal y la proporción de copa viva respectivamente. La estimación del parámetro de producción de semillas es muy oportuna para este trabajo ya que no existen valores en la literatura que puedan ser utilizados para el cálculo de la estimación de dispersión de semillas ni para la posterior validación del modelo. Para el kernel de dispersión usé la función t2D desarrollada por Clark et al. (1999) ya que posee la capacidad de ajustar tanto dispersión a distancias cortas como eventos de larga distancia (kernels con colas gordas). La fórmula del kernel es

$$f(r) = \frac{p}{\pi u \left[ 1 + \frac{r^2}{u} \right]^{p+1}}$$

donde  $p$  y  $u$  son los parámetros de forma y escala respectivamente. Este kernel se parece a una Gaussiana cuando  $p$  tiende a infinito y a una distribución Cauchy cuando  $p$  tiende a cero.



**Figura 3.3.** Frecuencia relativa de la distancia (metros) entre las plantas madre y las parcelas con presencia de renuevos que fueron encontradas en cada uno de los siete sitios. Estas distancias fueron las utilizadas para estimar el kernel de probabilidad de dispersión de semillas de ciprés, considerando además la producción de semillas de cada madre y la distancia entre las plantas madre y las parcelas que no presentaban renuevos (que no están incluidas en esta figura).

De las semillas que llegan a una parcela, sólo una fracción se establece y sobrevive hasta ser observada en el momento en que se realizó el trabajo de campo. Para estimar la probabilidad de establecimiento de los renuevos de ciprés se utilizaron las variables que aumentaron significativamente el establecimiento, según el modelo de regresión logística descrito en la sección 3.2.4.1. Estas fueron la protección de arbustos, la presencia de detritos grandes y hojarasca en el suelo (estos resultados se describen en más detalle en la sección de resultados).

#### 3.2.4.2.1. Ajuste de parámetros usando Cálculo Bayesiano Aproximado (ABC)

La idea detrás de los métodos de Cálculo Bayesiano Aproximado (ABC) es que uno puede obtener aproximaciones numéricas a las posteriores de los parámetros de un modelo simulando "datos" con el modelo y luego comparando estos datos simulados con los reales (Beaumont 2010, Hartig et al. 2011). Si se realizan muchas simulaciones (cientos de miles o más) usando diferentes combinaciones de parámetros que se toman de las distribuciones previas de los parámetros y luego se seleccionan las

combinaciones de parámetros que resultan en similitudes mejores o iguales a un valor de corte, la distribución de los parámetros seleccionados es una buena aproximación a las posteriores de los parámetros. Cuanto más restrictivo sea el punto de corte, mayor será la similitud entre las posteriores aproximadas y las que se obtendrían en un análisis Bayesiano estándar. En definitiva, ABC reemplaza a la función de verosimilitud (likelihood) que se usa normalmente en análisis Bayesianos por una medida de distancia o similitud entre datos simulados y datos observados. En muchos casos esta aproximación es útil porque la función de verosimilitud es difícil de calcular o lleva demasiado tiempo de computación comparado con el tiempo que lleva simular el proceso que se quiere modelar. En el caso de la dispersión de semillas y establecimiento del ciprés, estimada a partir de los datos de las coordenadas de las plantas madre en los refugios y las coordenadas de los renuevos, aparecieron dificultades técnicas tratando de estimar parámetros mediante métodos estándares de máxima verosimilitud o Bayesianos. Esto se debió principalmente a que la presencia de algunos pocos renuevos en determinadas coordenadas que resultaban muy poco probables bajo ciertas combinaciones de parámetros. Por otro lado, es relativamente sencillo simular la producción y dispersión de semillas desde los refugios seguido del establecimiento y supervivencia de las plantas para luego comparar la cantidad de renuevos que aparecen en las parcelas una vez simulados los procesos de dispersión y establecimiento con las observadas en el campo. Este análisis lo realicé en colaboración con Juan Manuel Morales, quien desarrolló el script (Ver Apéndice Capítulo III, sección 3.5).

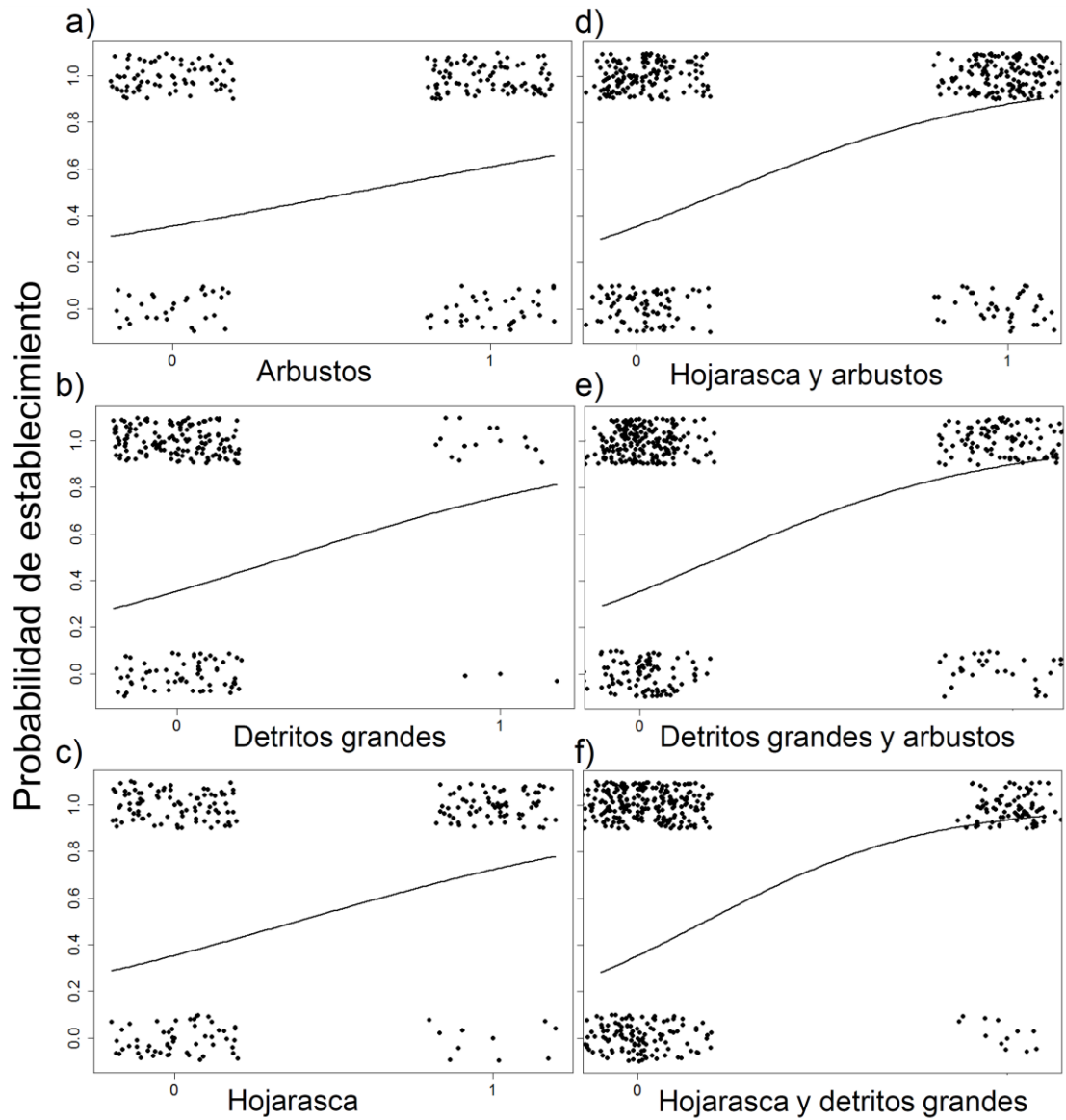
Para obtener muestras aproximadas de las distribuciones posteriores de los parámetros de dispersión, producción de semillas y probabilidad de supervivencia se realizaron los siguientes pasos. Primero se definieron distribuciones previas débilmente informativas para todos los parámetros (Ver Apéndice, sección 3.5). Estas previas comprenden un rango posible de valores razonables para todos los parámetros. Luego, se procedió a simular un millón de veces el ciclo de producción de semillas anual, la dispersión y la supervivencia de los renuevos. Cada una de estas simulaciones (réplicas) comprendía 17 años para los sitios de Catedral y 14 para los de Lago Gutiérrez, respetando los años desde la ocurrencia del fuego en cada sitio. Para cada una de las réplicas se usó una combinación de parámetros obtenida al azar a partir de las distribuciones previas. Luego se comparó la similitud entre los datos simulados y los observados en base a la suma de las probabilidades de la cantidad de renuevos observados y simulados en las parcelas de muestreo y en base al total de renuevos simulados y observados por sitio. Con esta métrica se seleccionaron las 200 combinaciones de parámetros que habían producido los set de datos simulados más parecidos a los observados. Con estos valores se estimaron las medias y los intervalos de credibilidad para las posteriores de todos los parámetros.

### **3.3. Resultados**

#### **3.3.1. Probabilidad de establecimiento**

La densidad de renuevos registrada a campo en cada uno de los cuatro sitios del Lago Gutiérrez fue en promedio de 0,045 individuos/m<sup>2</sup> con un intervalo de confianza de 0,025-0,069 renuevos/m<sup>2</sup>; 0,012 individuos/m<sup>2</sup> con un IC de 0,007-0,019 individuos/m<sup>2</sup>; 0,017 individuos/m<sup>2</sup> con un IC de 0,010-0,025 individuos/m<sup>2</sup> y 0,039 individuos/m<sup>2</sup> con IC de 0,028-0,053 individuos/m<sup>2</sup>. Para los tres sitios de Catedral la densidad de renuevos fue de 0,048 individuos/m<sup>2</sup> con un IC de 0,039-0,059 individuos/m<sup>2</sup>; 0,126 individuos/m<sup>2</sup> con IC 0,103-0,151 individuos/m<sup>2</sup> y 0,157

individuos/m<sup>2</sup> con IC de 0,132-0,184 individuos/m<sup>2</sup>, respectivamente. El modelo de regresión logística estimó aumentos significativos en la probabilidad de establecimiento de renuevos de ciprés bajo la protección de arbustos, detritos grandes y hojarasca en el suelo. La probabilidad relativa de establecimiento en las condiciones de referencia (sustrato compuesto por piedras y sin cobertura protectora) fue de 35%. Teniendo en cuenta la presencia de dos factores en el establecimiento de renuevos de ciprés, el mayor efecto lo tuvo la presencia en el suelo de hojarasca y detritos grandes (Figura 3.4). Específicamente, la presencia conjunta de hojarasca y detritos grandes aumentó 2,64 veces la probabilidad relativa de establecimiento, con respecto a la situación de referencia tomada en el modelo (de 0,35 a 0,94). En cambio, la presencia de un arbusto como protector y detritos grandes fue ligeramente menor, aumentando 2,53 veces la probabilidad de establecimiento y la presencia de arbusto y hojarasca 2,48 veces, teniendo en cuenta una profundidad promedio de mantillo. Por otro lado, considerando la presencia de un solo factor, el mayor efecto sobre el establecimiento lo tuvo la presencia de detritos grandes como sustrato (y sin protección), ya que aumentó más de dos veces la probabilidad de establecimiento de los renuevos con respecto a la situación de referencia (de 0,35 a 0,76). La presencia de hojarasca, a una profundidad promedio de mantillo, aumentó la probabilidad casi en igual magnitud (de 0,35 a 0,72). En cambio, la presencia de arbustos solos como protectores aumentó 1,72 veces la probabilidad de establecimiento con respecto a la situación de referencia. Finalmente, la presencia de árboles, herbáceas y ramas no tuvo efecto significativo sobre la probabilidad relativa de establecimiento de los renuevos (Cuadro 3.1).



**Figura 3.4.** Probabilidad relativa de establecimiento de renuevos según (a) presencia de arbusto como protector, (b) presencia de detritos grandes como mantillo, (c) presencia de hojarasca, (d) presencia de hojarasca como mantillo y arbusto como protector, (e) presencia de detritos grandes y arbusto como protector, (f) presencia de hojarasca y detrito grande. Los puntos indican observaciones de presencia-ausencia (perturbadas para poder verlas) y las curvas son las estimadas por el modelo de regresión logística.



**Cuadro 3.1.** Parámetros estimados por el modelo de regresión logística para la probabilidad de establecimiento de renuevos de ciprés bajo distintas condiciones de sustrato (hojarasca, profundidad de mantillo de hojarasca, detritos grandes) y protección (arbusto, árbol, herbáceas, ramas). Presento los valores de los coeficientes estimados, su error estándar, z-valor y p-valor. Los valores p menores a 0,05 se encuentran resaltados en negrita.

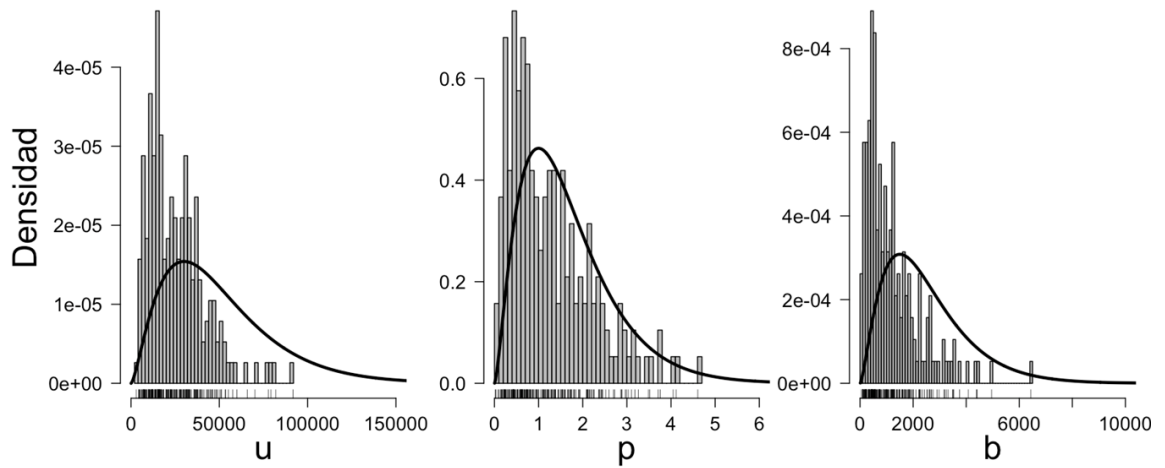
	Coeficiente	Error estándar	z-valor	p-valor
Intercepto	-0,59	0,24	-2,52	<b>0,011</b>
Profundidad de mantillo	-0,21	0,19	-1,10	0,269
Detrito grande	1,75	0,65	2,70	<b>0,006</b>
Hojarasca	1,56	0,48	3,25	<b>0,001</b>
Arbusto	1,04	0,28	3,70	<b>&lt;0,001</b>
Árbol	18,34	662,21	0,03	0,977
Herbáceas	-0,41	0,64	-0,64	0,524
Ramas	0,73	1,21	0,60	0,546

### 3.3.2. Producción y dispersión de semillas

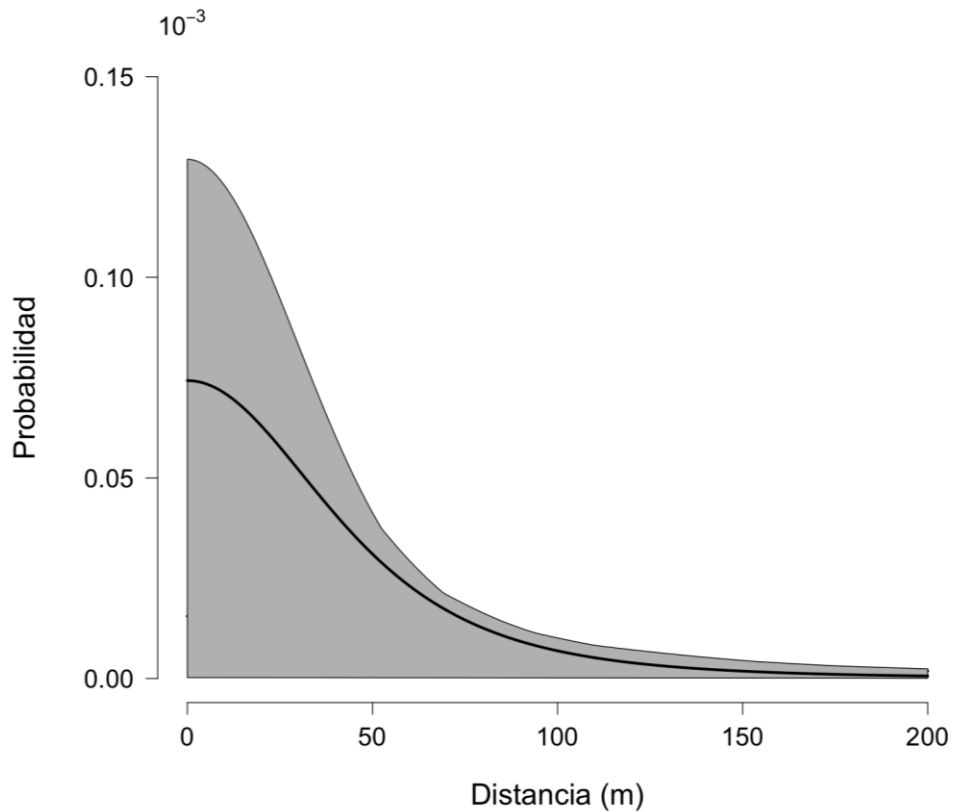
En todos los refugios había mayor número de individuos femeninos de ciprés que masculinos (Cuadro 3.2). A partir de las estimaciones del cálculo Bayesiano aproximado (Cuadro 3.3), y teniendo en cuenta el valor promedio de las posteriores ( $u = 25600 \text{ m}^2$  y  $p = 1,25$ ; Figura 3.5) encontré que la distancia promedio de dispersión de una semilla de ciprés es de 88,52 metros desde la planta madre (Figura 3.6). Mientras que la mediana de la distancia de dispersión es de 63,94 metros. El parámetro de forma ( $p$ ) del kernel fue menor a 2, lo que indica que el kernel es de cola gorda (Clark et al. 1999). Según este kernel, aproximadamente el 50% de las semillas cae a menos de 60 metros de la planta madre, el 95% cae a menos de 250 metros y el 99% cae a menos de 425 metros (Figura 3.6). El parámetro estimado de capacidad reproductiva de un individuo femenino de ciprés ( $b$ ) fue de 1198,8 semillas  $\text{cm}^2 \text{ año}^{-1}$  (Figura 3.5).

**Cuadro 3.2.** Número de individuos femeninos y masculinos de ciprés registrados a partir de la realización de un censo en cada uno de los refugios.

Sitio	Individuos femeninos	Individuos masculinos
Lago Gutiérrez 1	25	19
Lago Gutiérrez 2	9	7
Lago Gutiérrez 3	26	5
Lago Gutiérrez 4	11	4
Cerro Catedral 1	48	26
Cerro Catedral 2	34	22
Cerro Catedral 3	24	18



**Figura 3.5.** Densidad de probabilidad para los parámetros de escala ( $u$ ;  $m^2$ ) y forma ( $p$ ; sin unidades) del kernel de dispersión, y para el parámetro de capacidad reproductiva ( $b$ ; semillas por  $cm^2$  de área basal por año) de los individuos femeninos de ciprés. Las curvas representan las distribuciones previas y las barras las muestras de la posterior obtenidas mediante el cálculo Bayesiano aproximado.

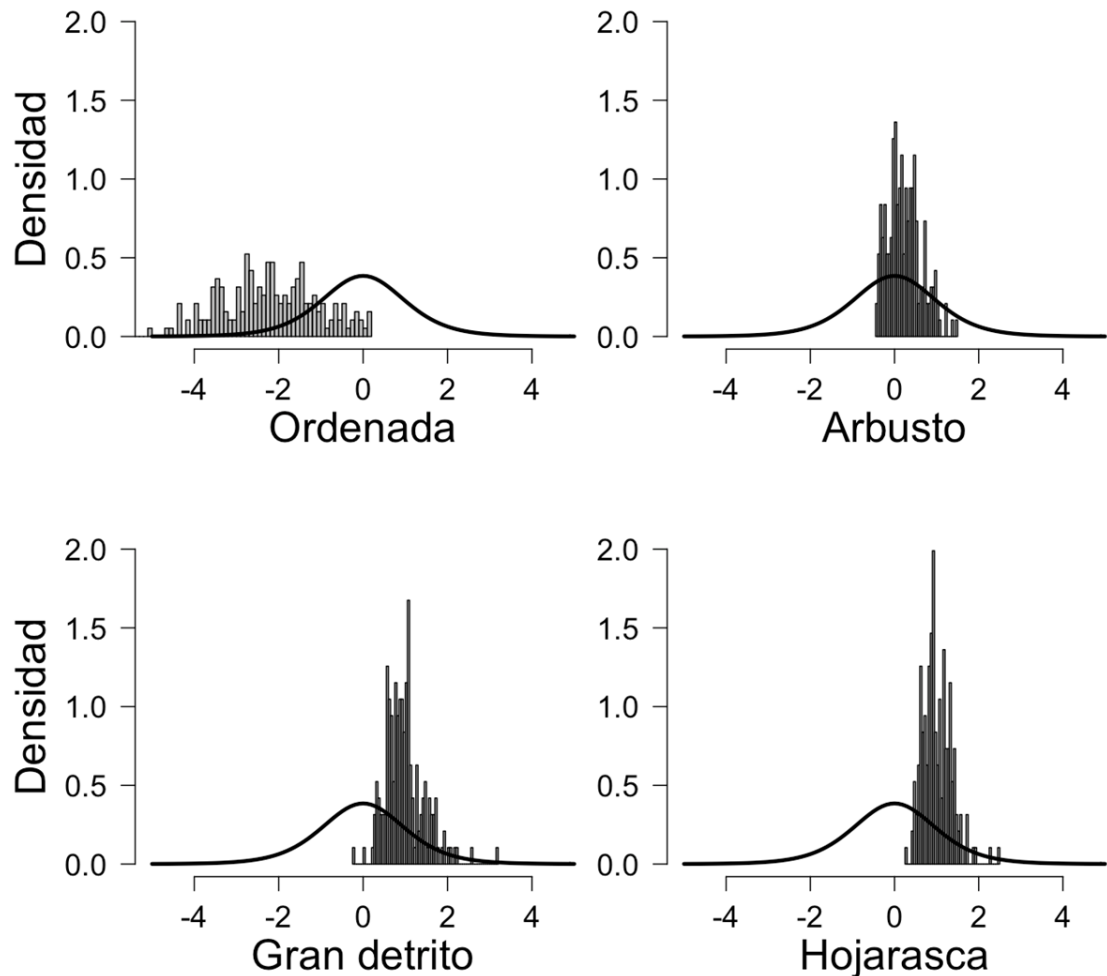


**Figura 3.6.** Función de probabilidad (kernel) de dispersión de una semilla de ciprés a partir de una planta madre (ubicada a 0 metros). La línea representa la función de probabilidad de dispersión calculada a partir del valor estimado de la posterior. El área en color gris representa el intervalo de credibilidad de la función de probabilidad estimada mediante cálculo Bayesiano aproximado.

**Cuadro 3.3.** Parámetros estimados por el cálculo Bayesiano aproximado. Se presentan el valor estimado (valor promedio de la posterior) con su intervalo de credibilidad del 90% (límite inferior y superior) para el parámetro de escala ( $u$ ) y forma ( $p$ ) del kernel de dispersión y para el parámetro de capacidad reproductiva ( $b$ ) de los individuos femeninos de ciprés. Para la estimación de la probabilidad de establecimiento de renuevos de ciprés, se presentan los mismos valores para la ordenada al origen ( $b0$ ), el factor de presencia de arbustos ( $b1$ ), detrito grande ( $b2$ ) y hojarasca ( $b3$ ).

	$u$	$p$	$b$	$b0$	$b1$	$b2$	$b3$
Valor promedio	25600,17	1,25	1198,88	-2,21	0,24	0,98	1,01
Límite inferior	4354,51	0,01	48,37	-4,33	-0,36	0,27	0,42
Límite superior	47317,23	2,59	2634,39	-0,03	1	1,93	1,59

Mediante el cálculo Bayesiano aproximado se obtuvieron los parámetros de la probabilidad de establecimiento de renuevos de ciprés ante la presencia de arbustos, detrito grande y hojarasca con un valor estimado de -2,21, 0,24 y 0,98, respectivamente (Cuadro 3.3; Figura 3.7). La mayor probabilidad de establecimiento fue con presencia de hojarasca en el suelo (23% probabilidad). La presencia de detrito grande, por un lado, y la presencia de arbustos como protectores, por otro, generaron una probabilidad de establecimiento de 22,6 y 12,2 %, respectivamente. Mientras que sin ningún tipo de sustrato en el suelo ni dosel protector, la probabilidad de establecimiento fue de 9.89%. Teniendo en cuenta la presencia de más de un factor, al igual que mediante el modelo de regresión logística, se obtuvo que la presencia de hojarasca y detrito grande generaron la mayor probabilidad de establecimiento (44,5%). Mientras que la probabilidad de establecimiento fue igual en un sitio con arbusto como protector y hojarasca en el suelo o detrito grande en el suelo (27%).



**Figura 3.7.** Densidad de probabilidad para los parámetros de la ordenada al origen (sin ningún tipo de sustrato en el suelo ni dosel protector), presencia de arbustos, presencia de detrito grande y de hojarasca. La curva representa la distribución previa y las barras la posterior, obtenidas mediante el cálculo Bayesiano aproximado.

### 3.4. Discusión

El potencial de los refugios de fuego como fuentes de semillas post-disturbio es un atributo clave para la persistencia de especies que se reproducen de forma obligada por semilla. En este capítulo pude determinar que los refugios son fuentes activas de dispersión, es decir que efectivamente funcionan como fuente de semillas de ciprés post-fuego. Estimé que la distancia promedio de dispersión de una semilla de ciprés fue de 88,52 metros desde la planta madre mientras que la mediana fue de 63,94 metros. Además, el kernel de dispersión presentó cola gorda, lo que indica que el ciprés tendría la capacidad de expandirse rápidamente (Clark et al. 1998b, Clark et al 1999). Además, pude determinar que, a pesar de las condiciones xéricas que caracterizan a los refugios y a las áreas quemadas hace relativamente poco tiempo, existen micrositios que permiten el establecimiento de renuevos de ciprés. La presencia en el suelo de hojarasca y detrito grande (como cortezas y hojas grandes) y de arbustos como dosel protector, aumentaron notablemente la probabilidad de establecimiento de los renuevos con respecto a las condiciones que predominan en los refugios (alta cobertura de roca, suelo desnudo y baja cobertura de vegetación) y en zonas aledañas donde todavía hay baja cobertura de vegetación.

Tanto a partir del cálculo Bayesiano aproximado como del modelo de regresión logística se encontró que la presencia de residuos vegetales, arbustos y hojarasca favorecen el establecimiento del ciprés. Estos resultados están de acuerdo con trabajos previos que documentaron la necesidad de algún tipo de protección frente a la luz solar directa, las heladas y el ramoneo para el establecimiento exitoso del ciprés (Gobbi y Schlichter 1998, Raffaele y Veblen 1998, Relva y Veblen, 1998, Kitzberger et al. 2000). Además, tanto el dosel arbustivo como la hojarasca y los detritos grandes conservan mayor humedad que sitios abiertos y pueden presentar mayor cantidad de nutrientes, debido a la descomposición de la hojarasca (Gobbi y Schlichter 1998, Kitzberger et al. 2000). Finalmente, se ha sugerido que la presencia de arbustos funciona muchas veces como trampas para las semillas de ciprés, que luego se ven beneficiadas por las mejores condiciones ambientales que se presentan bajo el dosel arbustivo comparado a sitios desprotegidos (Rovere et al. 2005). Por otro lado, contrariamente a lo documentado en otros trabajos donde la presencia de herbáceas favorece el establecimiento (Gobbi y Schlichter 1998), en este trabajo encontré que es un factor que no aumentó significativamente su probabilidad.

La estimación de distancia promedio de dispersión de una semilla de ciprés (88.52 metros) contrasta de manera importante con lo encontrado en trabajos previos que indican que con mayor frecuencia las semillas se dispersan a menos de 20 metros de las plantas madre (Gobbi y Sancholuz 1992, Kitzberger y Veblen 1999, Rovere et al. 2005) y que como máximo se han detectado eventos de dispersión a 60 y 200 metros de distancia (Schmaltz 1992, Kitzberger 1994, Rovere y Fritz 2006). Sin embargo, todos estos trabajos basaron las estimaciones en distancias a los cipreses más cercanos o a madres aisladas. En este capítulo, en cambio, se consideró la contribución de todas las madres presentes en cada refugio. Además, es posible que la ubicación topográfica elevada de los refugios haya favorecido mayores distancias de dispersión en los sitios estudiados en este capítulo. De esta manera, el amplio rango de dispersión de ciprés estimado en este capítulo representa un avance y un importante aporte al entendimiento de la dinámica regional de estos bosques.

Más allá de la dispersión promedio, a partir del enfoque de modelado inverso pude determinar que si bien se espera que la mayoría de las semillas caigan dentro de los primeros metros a partir de la planta madre, existe una probabilidad no despreciable de dispersión a grandes distancias. Puede verse que en el kernel de dispersión estimado, la probabilidad decae primero rápidamente con la distancia y luego se prolonga a largas distancias de la fuente (Figura 3.6). Técnicamente, el valor estimado del parámetro de forma del kernel fue menor que 2, indicando colas gordas (Clark et al. 1999). Si bien el intervalo de credibilidad del 90% incluyó valores de hasta 2,59, el 80% de la posterior fue menor que 2. El hecho de que el kernel de dispersión del ciprés presente cola gorda implica que el modo de expansión de la especie sería rápido, ya que grandes distancias de dispersión permiten la formación de nuevos núcleos de expansión separados de las fuentes originales (Clark et al. 1998b, Clark et al. 1999).

En este capítulo pude estimar los parámetros que determinan los procesos de producción de semillas, dispersión y establecimiento. Sin embargo la incertidumbre alrededor de la estimación de estos parámetros es muy amplia (Cuadro 3.3). La importante incertidumbre en torno a los parámetros de dispersión podría deberse a numerosos factores, aunque principalmente a la forma en que se han estimado los procesos que intervienen, ya que en este trabajo la estimación de dispersión se hizo indirectamente en base a la ubicación de los renuevos. Sin duda hay una gran cantidad

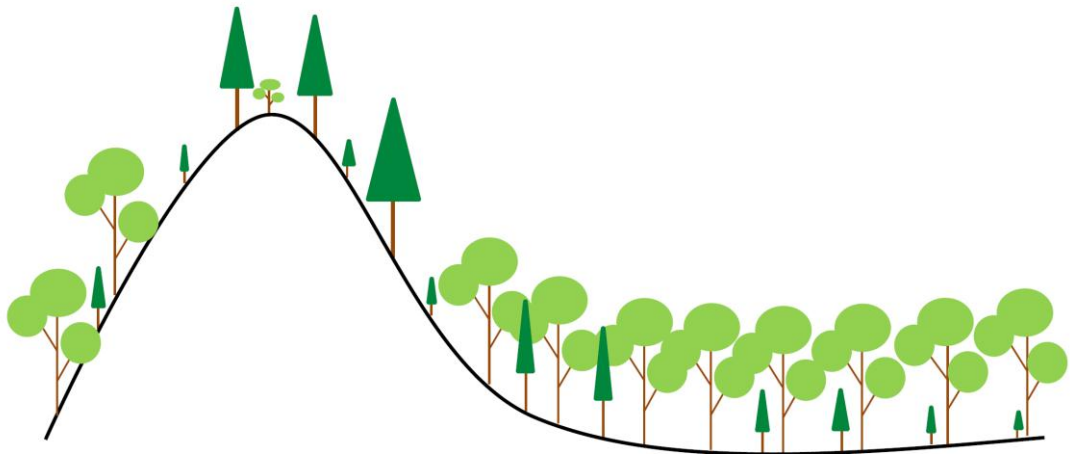
de semillas que no logran establecerse y esa información se pierde al trabajar con los renuevos. Futuros estudios que apunten a mejorar las estimaciones de la dispersión deberían, en primer lugar, instalar colectores de semillas que se mantengan por un período prolongado y en sitios donde se registren las coordenadas de todas las plantas madre. De este modo se podría tener información más precisa acerca de la cantidad de semillas que son dispersadas a distintas distancias. Por otro lado, debido a que ha sido documentado que el ciprés es una especie que varía en su producción de semillas según los sitios y los años y que presenta años de producción de semillas extraordinaria a nivel regional (Pastorino y Gallo 2000), sería importante hacer estudios al menos de mediano plazo para determinar cómo varía tanto la producción de semillas como la probabilidad de establecimiento según años secos y húmedos. Principalmente teniendo en cuenta que estudios retrospectivos indican que períodos de varios años con condiciones climáticas favorables son necesarios para que las plántulas de ciprés se establezcan exitosamente, mientras que primaveras y veranos secos sería la condición que limita con más importancia su establecimiento (Villalba y Veblen 1997b). Además, para determinar con mayor exactitud la dispersión de las semillas de ciprés habría que estudiar con más detalle aspectos mecánicos del proceso de dispersión por viento como la velocidad terminal de caída de las semillas, la velocidad del viento en distintas alturas a partir del sustrato y las características de las semillas que caen desde distintas alturas de la planta, entre otros (Nathan et al. 2000, Nathan et al. 2002, Katul et al. 2005). Estudios previos indican una mayor caída de semillas en el sentido predominante de los vientos en la región, que es Oeste-Este (Rovere et al. 2005). Incluir esta información en un modelo mecánico de dispersión del ciprés mejoraría aún más las estimaciones. Por otro lado, es importante considerar que el hecho que las semillas de ciprés cuenten con una estructura alada, probablemente facilite su dispersión a largas distancias. También es necesario conocer atributos de la capacidad reproductiva de las plantas madre, como la producción de semillas (Clark et al. 1999). La falta de conocimiento acerca de la cantidad esperada de producción de semillas de una planta complica la validación de los modelos desarrollados en este capítulo, ya que no encontré datos con los cuales contrastar la validez de las estimaciones. Por último, aspectos que tienen que ver con el entorno de la planta madre y el paisaje circundante, como la estructura de la vegetación, también influyen de manera decisiva en la dispersión, ya que pueden afectar el flujo de las semillas dispersadas por viento y hacer más o menos permeable su ingreso. Todos estos aspectos son aún desconocidos para todas las especies arbóreas que se reproducen de manera obligada por semilla en la región, lo que limita ampliamente la comprensión de la dinámica regional de los bosques.

A diferencia de lo encontrado en otros trabajos que indican que no detectaron regeneración de ciprés 14 años luego del fuego, incluso en presencia de cobertura arbustiva (Gobbi y Sancholuz 1992), en este capítulo encontré que en mis sitios de estudio había regeneración de ciprés después de 17 y 14 años de ocurrido el incendio tanto en el refugio como en su cercanía. Residuos vegetales en el suelo, como hojarasca y cortezas, al igual que la presencia de individuos arbustivos fueron factores clave para el establecimiento de los renuevos de ciprés. Además, pude determinar que la distancia de dispersión de ciprés es mayor a la considerada normalmente para esta especie y que su modo dispersión corresponde al de un kernel de cola gorda, lo que podría contribuir a explicar su relativamente rápida expansión luego de los grandes eventos de fuego ocurridos a fines del siglo XIX en la región (Kitzberger y Veblen 1999, Veblen et al. 2003). Además coincide con evidencia palinológica que indica que el ciprés se habría movido a velocidades entre 50 y 62 metros por año durante el Holoceno (Souto et al.

2015). Los eventos de larga dispersión frecuentemente son los más importantes en la dinámica de avance de las especies que se reproducen de manera obligada por semilla (Nathan et al. 2008), ya que puede permitir la formación de cúmulos de individuos dispersos en el paisaje que pueden funcionar como nuevas fuentes de semillas y que luego de años de recolonización post-fuego pueden terminar conformando bosques continuos, de no ocurrir un nuevo evento de fuego. Este trabajo es el primer paso para comenzar a entender el proceso de dispersión, mediante el cual las especies arbóreas recolonizan zonas afectadas por fuego, y comprender aspectos básicos de la dinámica de los bosques andino-patagónicos que llamativamente aún permanecen desconocidos. Además, las estimaciones realizadas en este capítulo pueden servir para alimentar modelos demográficos de esta especie a escala de paisaje. Este trabajo demuestra una de las funciones más importantes de los refugios que es la capacidad de actuar como fuentes de semillas post-disturbio y futuros núcleos de expansión. De esta manera, los refugios representan componentes clave del paisaje, particularmente para la persistencia y el movimiento de las especies de reproducción obligada por semilla en paisajes sujetos a disturbios de escala regional como los incendios.

## CAPITULO IV

### **Cambios temporales en la interacción entre leñosas rebrotantes y un árbol de reproducción obligada por semilla durante una sucesión post-fuego en Patagonia<sup>2</sup>**



---

<sup>2</sup> Este capítulo se encuentra en prensa en Journal of Vegetation Science:  
Landesmann J.B., Gowda J.H. & Kitzberger T. 2016. Temporal shifts in the interaction between woody resprouters and an obligate seeder tree during a post-fire succession in Patagonia. Journal of Vegetation Science. En prensa.



#### 4.1. Introducción

Comprender los cambios temporales en las interacciones entre plantas adquiere particular importancia durante una sucesión post-disturbio compuesta por especies fundacionales (especies que definen gran parte de la estructura de una comunidad creando condiciones estables para el establecimiento de otras especies, Ellison et al. 2005) de distinta historia de vida (Sthultz et al. 2007). El fuego, es un proceso ecológico global muy importante que favorece a especies con determinada historia de vida, como a las especies rebrotantes. Frente a intervalos de fuego reducidos, la vegetación con capacidad para rebrotar puede generar retroalimentaciones positivas con el fuego y mantener así comunidades inflamables resilientes al fuego en el paisaje (Pausas 2015, Paritsis et al. 2015). Este estado “entrampado” podría revertirse a un estado alternativo, de especies sensibles al fuego y menos inflamables, si un período libre de fuego es suficientemente largo como para que sea posible el reemplazo sucesional. Evaluar cambios temporales en la interacción entre especies fundacionales luego del fuego es clave para entender los procesos que gobiernan los mecanismos de reemplazo sucesional, que podrían empujar al sistema por encima de los umbrales de inflamabilidad y resistencia al fuego (Pausas 2015).

Las interacciones entre especies de plantas involucran un balance entre competencia y facilitación, el cual determina la estructura de la comunidad (Callaway y Walker 1997). Mientras que el estudio de la variación en las interacciones en el espacio ha recibido recientemente mucha atención (e.g. gradientes de estrés, Bertness y Callaway 1994, Maestre et al. 2005, Sthultz et al. 2007, Fajardo y McIntire 2011), los cambios temporales en la importancia relativa de competencia vs. facilitación ha recibido menos soporte empírico, a pesar de haber sido un punto central desde inicios del desarrollo de la teoría ecológica de la sucesión (Clements 1916, Tansley 1920, Connell y Slatyer 1977). Cada vez más evidencia empírica sugiere que las secuencias temporales en la interacción entre especies dependen de los cambios en las condiciones de estrés a lo largo de gradientes espaciales al igual que de cambios temporales en los niveles de estrés (Hastwell y Facelli 2003, Sthultz et al. 2007, Kunstler et al. 2011). Generalmente, se predice que cambios desde efectos de competencia neta hacia efectos de facilitación neta sería lo esperable en ambientes con condiciones estresantes, mientras que la competencia podría predominar a través de la sucesión en ambientes más productivos (Grime 1977, Chapin et al. 1994, Callaway 2007). Sin embargo, independientemente de la atenuación del stress, la facilitación podría ser por sí mismo un mecanismo clave en conducir procesos de largo plazo como una sucesión y la estructuración de una comunidad (McIntire y Fajardo 2014). Cambios temporales en la interacción entre especies pueden ser aún más complejos si se trata de eventos transitorios asociados a variabilidad climática (Greenlee y Callaway 1996, Tielbörger y Kadmon 2000, Kitzberger et al. 2000). Además, ha sido propuesto que el resultado de las interacciones entre plantas podría cambiar con la ontogenia, es decir a través de los estadios de vida de las plantas que interactúan (Pugnaire et al. 1996, Callaway y Walker 1997, Rousset y Lepart 2000, Miriti 2006, Schiffrers y Tielbörger 2006, Soliveres et al. 2010).

El estudio de la variación temporal en las interacciones constituye un desafío, ya que monitorear comunidades por largos períodos de tiempo puede ser poco práctico, particularmente para comunidades longevas como los bosques. Por lo tanto, en la mayoría de los estudios se desarrollaron experimentos manipulativos de corto plazo en comunidades vegetales de corto ciclo de vida (Aguiar y Sala 1994, Brooker et al. 2008,

Tielbörger y Kadmon 2000, Soliveres et al. 2010) o en la etapa de establecimiento temprano de comunidades longevas (Franco y Nobel 1988, Raffaele y Veblen 1998, Awada et al. 2004, Kitzberger et al. 2000). Sin embargo, el estudio de las interacciones entre especies longevas durante un largo período de tiempo ha recibido menos atención (Callaway 1998, Sthultz et al. 2007, Brooker et al. 2008, Cavard et al. 2011, Lebourgeois et al. 2013). Técnicas retrospectivas, como el uso de anillos de crecimiento de árboles, podrían ser muy útiles para revelar los patrones de interacción de largo plazo. Los anillos de crecimiento han sido utilizados esporádicamente para detectar efectos de competencia y facilitación en las tasas de crecimiento entre especies longevas (Burns 1993, Cavard et al. 2011, Kunstler et al. 2011, von Oheimb et al. 2011, Lebourgeois et al. 2013, Pretzsch et al. 2013, Río et al. 2014). Aún más, esta técnica podría ser útil para detectar cambios temporales en la interacción entre especies y cambios temporales en las respuestas al clima determinados por asociaciones específicas entre especies (Lebourgeois et al. 2013, Pretzsch et al. 2013). Comparar patrones de crecimiento entre individuos longevas creciendo de manera asociada con otros individuos, con patrones de crecimiento de individuos creciendo aislados durante una sucesión post-fuego, podría esclarecer los mecanismos que modulan la dinámica de bosques en paisajes propensos al fuego. Por lo tanto, en este capítulo evalúo los cambios temporales en la interacción entre especies fundacionales longevas que podría determinar la dinámica de fuego futura.

En el noroeste de la Patagonia, los incendios originados por causas naturales y antrópicas han modulado históricamente la estructura y composición de la vegetación, y particularmente de los bosques de ciprés y matorrales (Veblen et al. 2003). Las características de historia de vida que podrían explicar la persistencia de especies arbustivas leñosas relativamente longevas, como *Maytenus boaria*, *Diostea juncea*, *Nothofagus antarctica* y *Lomatia hirsuta*, son su habilidad para rebrotar y el rápido crecimiento inicial (Raffaele y Veblen 1998, Veblen et al. 2003). El ciprés, por otro lado, es un árbol longevo de crecimiento relativo lento, sensible al fuego y que se reproduce de manera obligada por semilla (Veblen et al. 2003). Estas contrastantes características de historia de vida permiten el desarrollo de un ciclo sucesional a lo largo del tiempo desde el fuego en el que las especies arbustivas rebrotan y frecuentemente dominan, rápidamente el sitio luego de un incendio. Mientras que las plántulas de ciprés generalmente dependen de un mecanismo de facilitación por parte de los arbustos para establecerse exitosamente (Gobbi y Schlichter 1998, Raffaele y Veblen 1998), principalmente en zonas xéricas y durante años con condiciones climáticas sub-óptimas (Kitzberger et al. 2000, Letourneau et al. 2004, Nuñez et al. 2009). Sin embargo, luego del establecimiento, los juveniles de ciprés podrían comenzar a competir con su arbusto protector (Veblen et al. 1992, Kitzberger et al. 2000, Letourneau et al. 2004), determinando que eventualmente en la ausencia de un nuevo evento de fuego, el matorral podría ser reemplazado por un bosque de ciprés o una formación mixta de bosque y matorral (Veblen y Lorenz 1987, 1988). Es muy frecuente observar en la región la reducción de la proporción de copa viva y un aumento en el número de individuos muertos de especies arbustivas rebrotantes bajo bosques relativamente densos de ciprés (Veblen y Lorenz 1987, 1988; Nuñez et al. 2009). La mayoría de los estudios se han focalizado en las etapas iniciales del ciclo de vida del ciprés y han desarrollado experimentos manipulativos de corto plazo para evaluar las respuestas del ciprés a distintas condiciones de crecimiento (Kitzberger et al. 2000, Letourneau et al. 2004). Sin embargo, ningún estudio ha evaluado aún si hay un cambio temporal en el

signo de la interacción entre estas especies fundacionales a lo largo del tiempo desde el fuego, ni se han evaluado sus respuestas de crecimiento producto de su interacción.

En este capítulo aproveché la oportunidad de un experimento natural post-fuego de 95 años para estudiar la dinámica de interacción entre especies leñosas arbustivas rebrotantes (a las que me referiré de ahora en más como rebrotantes) y árboles de ciprés a lo largo del tiempo desde el fuego, mediante un análisis de sus patrones de crecimiento. Por lo tanto, si bien las interacciones entre plantas también influyen sobre variables como la supervivencia y establecimiento de plántulas, en este capítulo me concentré en el estudio del efecto de la competencia y facilitación sobre el crecimiento. La hipótesis y predicciones asociadas a este objetivo son las siguientes:

**Hipótesis 4.1.** Las especies arbustivas rebrotantes facilitan el crecimiento de las plántulas de ciprés durante la etapa inicial post-fuego, a través de la protección frente a condiciones ambientales adversas; sin embargo, la interacción se torna de competencia cuando el ciprés se establece, ya que la luz se convierte en un factor limitante. Posteriormente, en etapas avanzadas post-fuego, el ciprés supera el dosel de las rebrotantes e inhibe su crecimiento por sombreo.

**Predicción 4.1.1.** Durante la primera etapa post-fuego (luego que los arbustos rebrotaron y el ciprés ya está establecido), las plántulas de ciprés establecidas bajo las rebrotantes crecerán más rápido que las que se establecieron en micrositios aislados. Las rebrotantes, en cambio, crecerán de manera similar independientemente de la presencia del ciprés.

**Predicción 4.1.2.** Durante etapas intermedias post-fuego, los cipreses creciendo asociados a rebrotantes crecerán más lento que los cipreses creciendo en micrositios aislados. Contrariamente, el crecimiento de las rebrotantes no será distinto si crece asociado o no al ciprés.

**Predicción 4.1.3.** Durante etapas avanzadas post-fuego, los cipreses creciendo asociados a rebrotantes crecerán de manera similar a los que están creciendo en micrositios aislados. En cambio, las rebrotantes creciendo asociados a un ciprés tendrán menores tasas de crecimiento que las rebrotantes creciendo en micrositios aislados.

Para poner a prueba esta hipótesis y sus predicciones realicé un estudio retrospectivo en el que extraje tarugos a pares de árboles y rebrotantes creciendo de manera asociada y árboles y rebrotantes creciendo aislados en el micrositio, para comparar su crecimiento radial a lo largo del tiempo desde el fuego.

## 4.2. Materiales y Métodos

El estudio lo llevé a cabo en un área quemada hace 95 años en las cercanías del Cerro Tronador (41°15' S, 71°39' W) en el Parque Nacional Nahuel Huapi. El área se caracteriza por una precipitación media anual de 1355 mm, 7.9 °C de temperatura media anual y una altitud de 870 msnm. El sitio está compuesto por especies rebrotantes y ciprés emergiendo del dosel arbustivo. Las especies arbustivas rebrotantes más abundantes son *M. boaria*, *D. juncea*, *N. antarctica* y *L. hirsuta*. Estas tenían en promedio  $9,62 \pm 0,57$  m de altura y  $23,2 \pm 1,1$  cm de DAP. Los individuos de ciprés presentaban en promedio  $10,5 \pm 0,6$  m de altura y  $20,4 \pm 1,1$  cm de DAP. Dentro del área de estudio, seleccioné 25 pares de un ciprés y una rebrotante creciendo a una distancia promedio de  $76 \pm 48$  cm de distancia entre sí (a lo que de ahora en más me

referiré como creciendo en asociación), asumiendo que a esa distancia el crecimiento se vería afectado por la presencia de ambos (Foto 4.1). Se tuvo en cuenta pares de individuos que no tenían además otro individuo cercano. Distintas especies de plantas pueden generar diferentes efectos de facilitación y competencia en una determinada especie y además difieren muy probablemente en su modo de crecimiento. Sin embargo, en este capítulo se decidió evaluar el efecto de las especies arbustivas rebrotantes sobre el crecimiento del ciprés, sin tener en cuenta la especie arbustiva, ya que el enfoque que guía a toda la tesis es comparar dos grupos de plantas con distintas características de historia de vida: especies rebrotantes y especies de reproducción obligada por semilla. Además hay que considerar que la asociación espacial entre ciprés y arbusto ocurre con cualquier especie arbustiva rebrotante (Kitzberger et al. 2000, Nuñez et al. 2009). Seleccioné principalmente individuos de las tres primeras especies nombradas arriba, porque sus anillos de crecimiento son más fáciles de determinar en los tarugos. Otra condición para seleccionar los pares era que la especie rebrotante tenía que ser más vieja que el ciprés. De esta manera me aseguré que el arbusto se haya establecido antes que el ciprés luego del incendio, para poder evaluar si el arbusto facilita el crecimiento del ciprés durante los primeros años post-fuego. Para cumplir con esta condición en el campo, seleccioné pares en los que el arbusto tenía un diámetro a la altura del pecho (DAP) mayor al del ciprés. Luego en el laboratorio, corroboré si se cumplía esta condición mediante la determinación de la edad de las rebrotantes y cipreses, a través del conteo de los anillos de crecimiento. Además, el ciprés tenía que ser más alto que la rebrotante que conformaba el par, con el objetivo de detectar si cuando el ciprés supera en altura a las rebrotantes, éste suprime su crecimiento.



**Foto 4.1.** En esta foto se puede observar a modo de ejemplo cómo se conformaban los pares ciprés (derecha)-arbusto (izquierda), donde la especie arbustiva *M. boaria* si bien es rebrotante, tiene porte arbóreo dado el tiempo que transcurrió desde el último fuego y la competencia por luz. Asimismo, se puede observar la distancia que en general separaba a los individuos del par. Este par no fue utilizado en el muestreo ya que la especie arbustiva tiene menor diámetro que el ciprés, pero se puede observar la distancia que usualmente separaba los pares utilizados en este trabajo.

En el mismo sitio, seleccioné además 21 cipreses y 22 rebrotantes que cumplieran con las mismas condiciones que los pares, excepto que estos individuos debían estar creciendo a más de 3 metros de distancia de cualquier otro árbol, rebrotante o tocón. De este modo, asumí que en el micrositio inmediato ninguna especie leñosa habría afectado su crecimiento, al menos con respecto a la disponibilidad de luz ya que los individuos bajo estudio no presentaban una copa de diámetro mayor a 3 metros. Estos arbustos y cipreses funcionaron entonces como controles para comparar su crecimiento con el de los individuos creciendo de a pares y descartar cualquier variación en el crecimiento no asociada a un mecanismo de interacción (e.g. variaciones climáticas). De esta manera, yo esperaba que los árboles control presentaran un patrón de crecimiento similar entre ellos, pero distinto a los árboles creciendo junto a rebrotantes. Esperaba lo mismo de las rebrotantes control y las que crecían junto a cipreses.

Extraje un tarugo a 40 cm de altura de cada ciprés y especie rebrotante, ya que representa una altura que permite por un lado extraer el tarugo en buen estado (cuanto más basal se extrae el tarugo, hay más riesgo de tarugar una zona del fuste que presente pudrición y no permita extraer una muestra completa) y por otro lado permite obtener una buena cantidad de información (cuanto más basal se extrae el tarugo, mas anillos de crecimiento contiene). Además es muy complicado extraer muestras en el cuello de la raíz del árbol incluyendo la médula y al no incluirla aumenta la probabilidad de estimar con error la edad del árbol. En el caso de los pares, los tarugos los extraje de la parte del fuste que se enfrentaba con el otro individuo que componía el par. Además medí el diámetro a la altura de barrenado, el DAP y la altura a cada individuo. En el laboratorio, monté los tarugos sobre realces de madera y los lijé con lijas de mayor a menor grano. En primer lugar realicé un cofechado visual de las muestras mediante una lupa teniendo en cuenta anillos marcadores asociados a sequías regionales (Speer 2010) y utilizando una cronología maestra de ciprés realizada por Ricardo Villalba, correspondiente a Pampa del Toro, que era la más cercana a mi sitio de estudio (ITRDB, NOAA, Boulder,US,ftp://ftp.ncdc.noaa.gov/pub/data/paleo/treering/measurements/southamerica/arce080.rwl). Posteriormente, realicé una verificación estadística del cofechado visual utilizando la misma cronología maestra y el programa COFECHA (Holmes 1983). Para datar los tarugos, seguí la convención de Schulman (1956), por la cual asigné los años calendario a los anillos de crecimiento, según el año en que comenzó el crecimiento. Posterior a la datación, medí el ancho de anillo de cada muestra con una medidora de anillo (0,01 mm de resolución) y una lupa. Esto me permitió calcular el incremento de área basal (IAB) por árbol mediante las medidas de ancho de anillo y el diámetro a la altura de tarugado. Además, determiné la edad a la altura de tarugado. En el caso de las muestras que no contenían la médula, estimé la edad utilizando una técnica geométrica, mediante la cual se estima el número de anillos faltantes hasta la médula (Duncan 1989). Los pares de ciprés y rebrotante fueron descartados cuando el arbusto era más joven que el ciprés. Luego de estudiar cuidadosamente todos los tarugos, finalmente seleccioné 14 pares de ciprés y rebrotante que presentaban anillos de crecimiento claros, ninguna sección deteriorada y cumplieran con la condición que la rebrotante sea más vieja que el ciprés.

#### **4.2.1. Análisis de datos**

Para comparar el crecimiento anual entre rebrotantes y cipreses creciendo en asociación (n=14), entre rebrotantes y cipreses control (n=14), entre rebrotantes control y rebrotantes creciendo en asociación y entre ciprés control y ciprés creciendo en asociación, ajusté un modelo lineal de efectos mixtos. La variable respuesta fue el

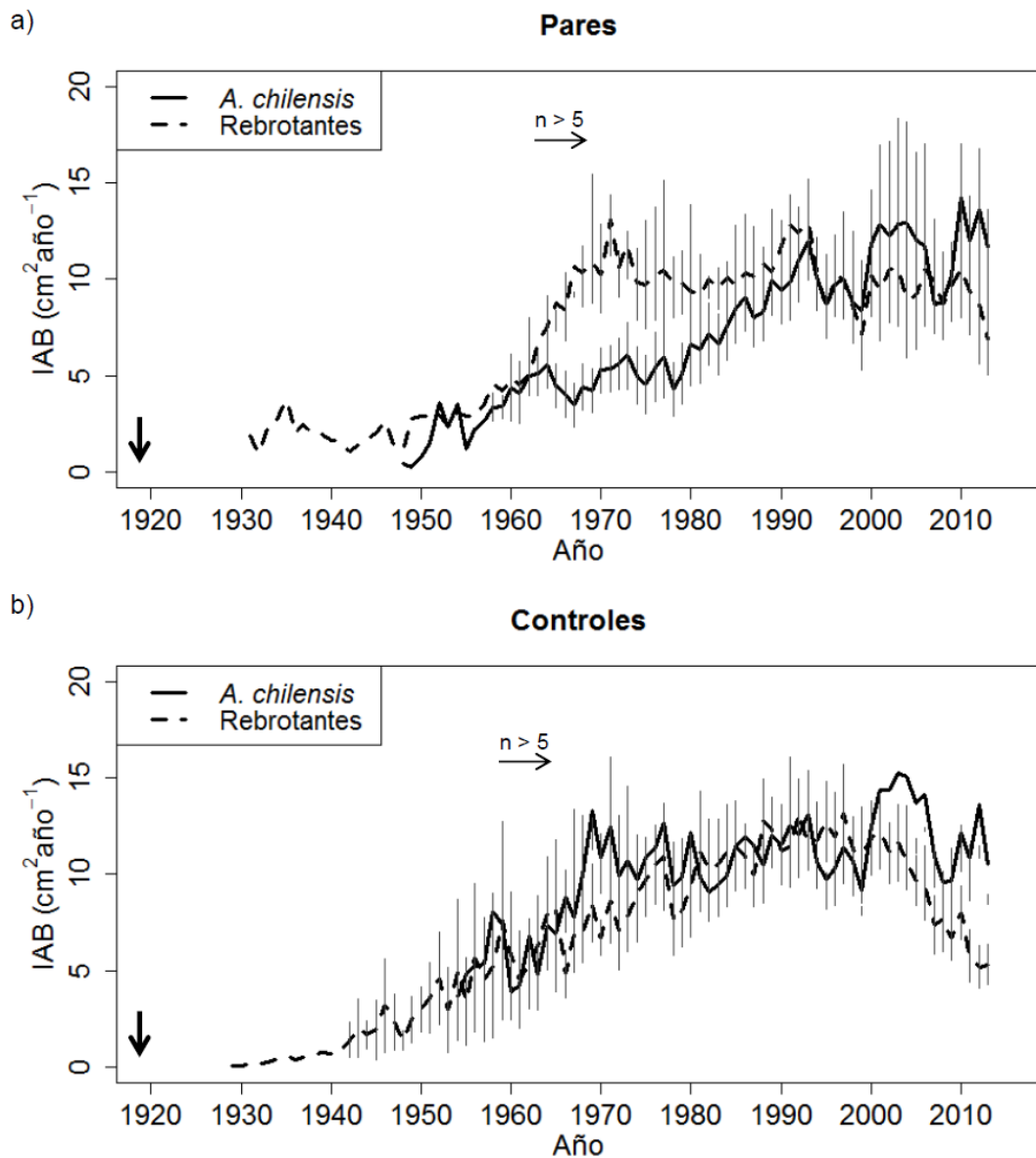
incremento de área basal anual (de ahora en más IAB), que transformé a logaritmo para cumplir con el supuesto de normalidad. Esta variable me permitió comparar el crecimiento entre individuos de distinta edad, ya que estandariza el crecimiento en relación al diámetro, minimizando el efecto natural de disminución en el crecimiento ante el aumento de la edad y descartando posibles diferencias entre el crecimiento de distintas especies (Biondi y Qeadan 2008). Los efectos fijos del modelo fueron la historia de vida (rebrotante u obligada), condición de crecimiento (en asociación o control), tiempo desde el fuego, tiempo desde el fuego al cuadrado (dado que espero que ocurra un decaimiento en el crecimiento con el tiempo), edad de los individuos y las siguientes interacciones: historia de vida\*condición de crecimiento, historia de vida\*tiempo desde el fuego, condición de crecimiento\*tiempo desde el fuego y historia de vida\*condición de crecimiento\*tiempo desde el fuego. Los efectos aleatorios fueron los pares y la especie (*A. chilensis*, *M. boaria*, *D. juncea* y *N. antarctica*). De este modo, tuve en cuenta el diseño de muestreo pareado y las variaciones en el crecimiento anual que pudieran existir entre especies. Modelé la autocorrelación temporal con una estructura corARMA ( $p=3$ ,  $q=3$ ) ya que los datos consistían en medidas repetidas en el tiempo (anillos de crecimiento anuales). Además, modelé la heterogeneidad de varianzas entre especies con una estructura varIdent (Zuur et al. 2009). El análisis fue realizado con la función lme del paquete nlme del programa R versión 3.0.2 (Pinheiro et al. 2011).

Como el estudio fue retrospectivo, realicé análisis de función de correlación para evaluar si árboles y rebrotantes creciendo en asociación difieren en su respuesta al clima con respecto a los controles. Este análisis sí lo realicé para cada especie por separado. Para esto, removí la tendencia de las series de crecimiento (debidas por ejemplo a la disminución en el crecimiento a medida que aumenta la edad) aproximando una curva de *spline* cúbico con una frecuencia de respuesta de 0.5 en una longitud de onda de 32 años (Grissino-Mayer 2001) y desarrollé una cronología residual para los individuos creciendo en asociación por un lado y para los controles por otro, por cada especie por separando (Cook y Kairiukstis 1990). Esto lo realicé mediante el paquete dplR del programa R (Bunn 2008). Los análisis incluyeron la temperatura y precipitación mensual desde Octubre del año previo al crecimiento hasta Mayo del año corriente, del período 1931-2013. Utilicé los datos climáticos de la estación previa al crecimiento, dado que las condiciones climáticas previas usualmente influyen en el crecimiento de las especies longevas al año siguiente (Fritts 1976, Villalba y Veblen 1997a). Los datos climáticos los obtuve de la estación meteorológica de Bariloche que era la estación más cercana situada a 77 km del área de estudio ( $41^{\circ}09'$  S,  $71^{\circ}10'$  O; 845msnm). El análisis lo realicé mediante el paquete bootRes del programa R (Zang y Biondi 2013). Además, calculé la sensibilidad media de las series que componen las cronologías, el desvío estándar (que contribuye con la interpretación de la sensibilidad de las series; Bunn et al. 2013) y la autocorrelación de primer orden obtenidas para cada especie y condición de crecimiento (en asociación o control).

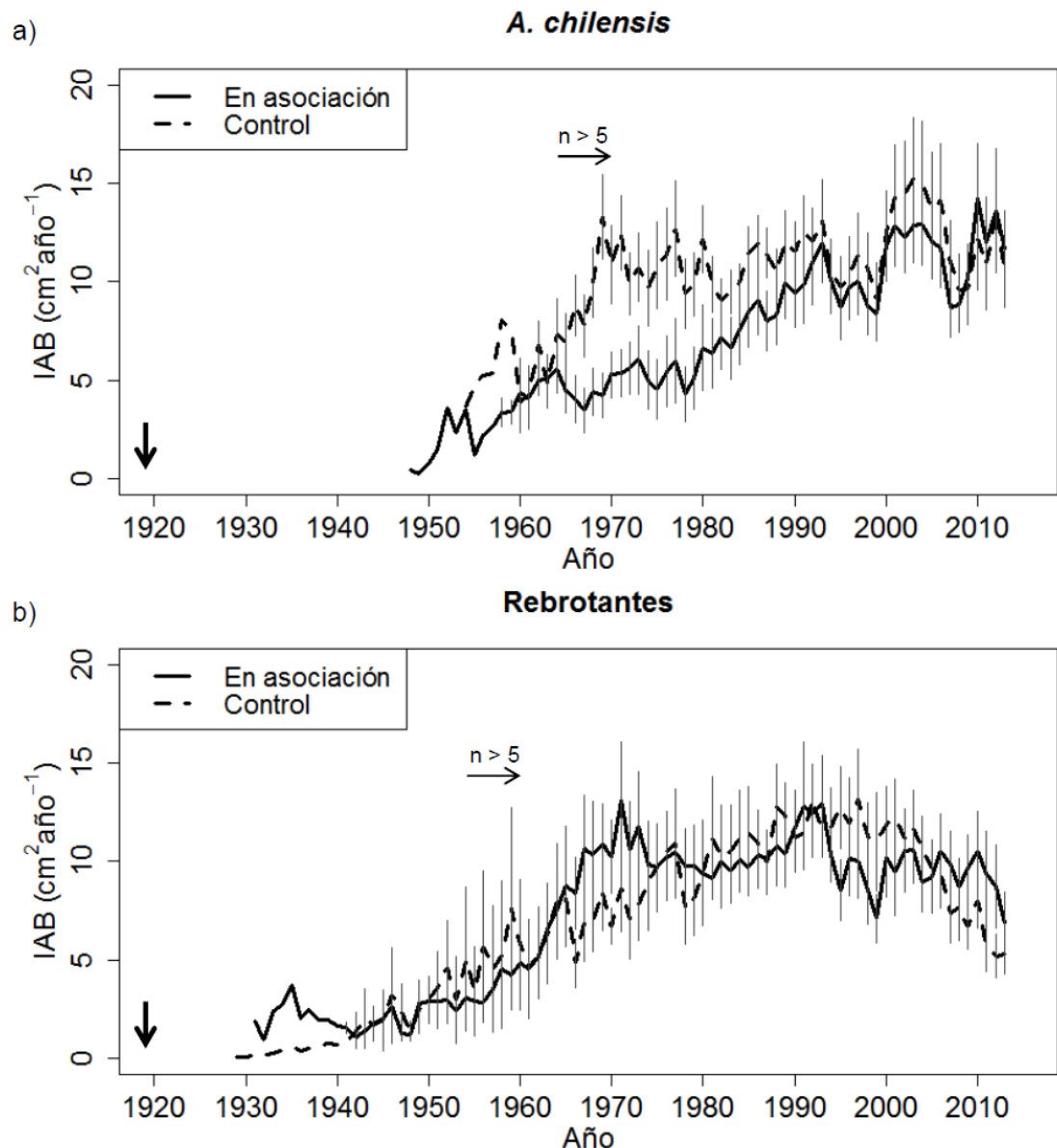
### 4.3. Resultados

Como indican los patrones de crecimiento, las rebrotantes y el ciprés creciendo en asociación mostraron similar IAB durante la etapa inicial post-fuego (Figura 4.1a). Sin embargo, 50 años luego del fuego, y por un período que se extendió por al menos 15 años, las rebrotantes presentaron entre dos y tres veces mayor tasa de IAB que los árboles de ciprés. Luego de este período, el IAB de las rebrotantes y del ciprés se tornó muy similar debido a un aumento en el IAB del ciprés a mayor tiempo desde el fuego.

Contrariamente, el IAB de los cipreses control fue similar al de las rebrotantes, excepto a los 50 años luego del fuego cuando el ciprés mostró un IAB superior al de las rebrotantes y en etapas avanzadas post-fuego (año 2000) cuando el IAB de las rebrotantes tendió a declinar (Figura 4.1b). De manera más importante, durante el período intermedio post-fuego, el IAB de los cipreses control duplicó el de los cipreses creciendo en asociación con las rebrotantes; pero en etapas más avanzadas los árboles de ciprés creciendo en asociación con rebrotantes aumentaron el IAB, comparado a un IAB más estable en los cipreses control (Figura 4.2a). Las rebrotantes, en cambio, mostraron similar patrón de crecimiento a inicios post-fuego, pero 50 años luego del fuego las rebrotantes revelaron dos veces mayor IAB cuando crecían en asociación con ciprés que cuando crecían aisladas en el micrositio (Figura 4.2b). Finalmente, en etapas avanzadas, las rebrotantes control adquirieron un IAB superior, mientras que el IAB de las que crecían en asociación con ciprés tendió a declinar más rápido (Figura 4.2b).



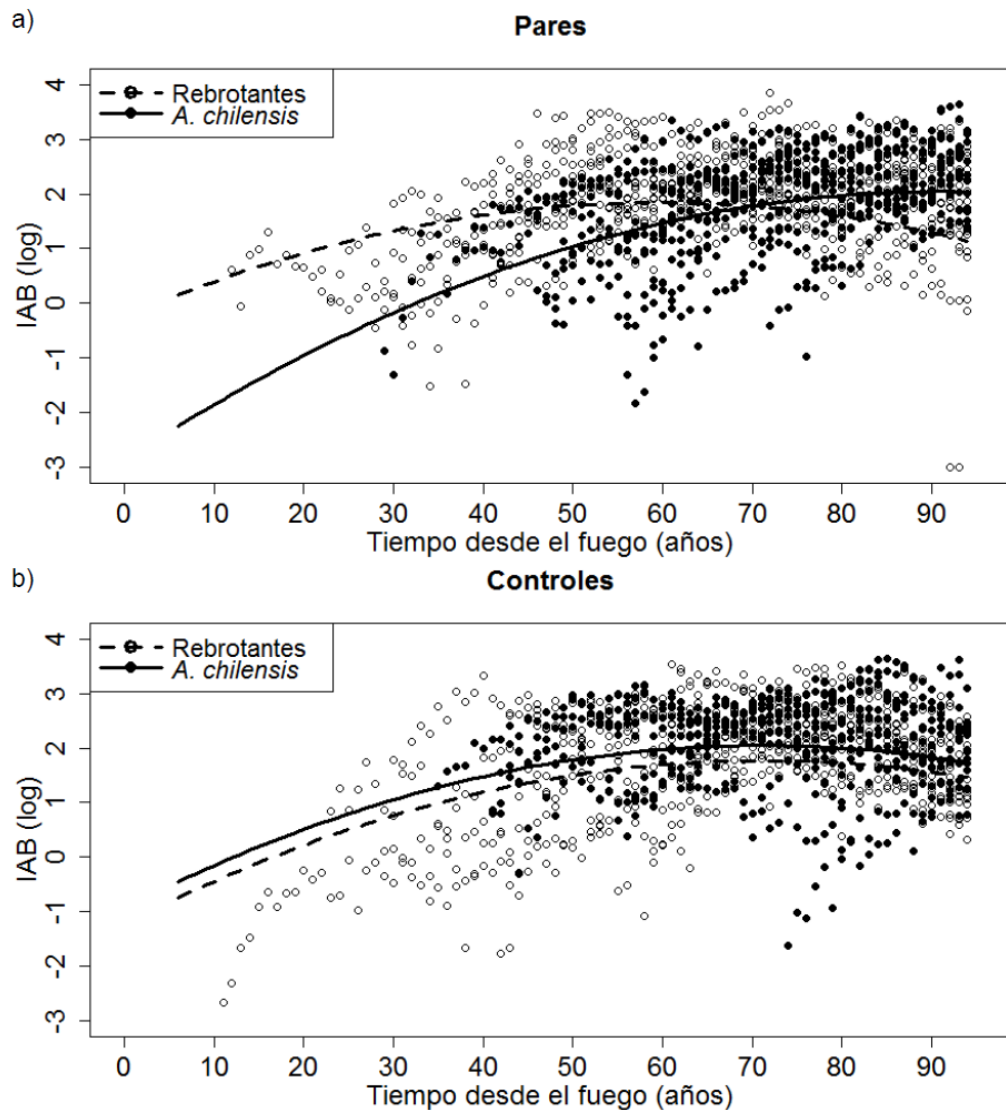
**Figura 4.1.** Incremento de área basal promedio a lo largo del tiempo desde el fuego (año calendario) para: a) pares de rebrotantes (línea punteada) y cipreses (línea llena), y b) rebrotantes y cipreses creciendo en micrositio aislado (controles). Las flechas verticales negras indican el año del fuego (1919) y las horizontales indican el año desde el cual el número de muestras es mayor a 5. Las líneas verticales grises representan  $\pm$  SE.



**Figura 4.2.** Incremento de área basal promedio a lo largo del tiempo desde el fuego (año calendario) para: a) cipreses creciendo aislados en el micrositio (control; línea punteada) y asociados con rebrotantes (línea llena), y b) especies rebrotantes aisladas en el micrositio (control) y asociadas a cipreses. Las flechas verticales negras indican el año del fuego (1919) y las horizontales indican el año desde el cual el número de muestras es mayor a 5. Las líneas verticales grises representan  $\pm$  SE.

Mediante el modelo lineal de efectos mixtos, encontré efectos significativos en todas las variables (Cuadro 4.1). El modelo predijo que 50 años luego del fuego, las rebrotantes (a una edad de 39 años) incrementaron  $9,90 \text{ cm}^2 \text{año}^{-1}$  en área basal, mientras que los árboles de ciprés (a una edad de 22 años) crecieron a una tasa de solo  $3,58 \text{ cm}^2 \text{año}^{-1}$  cuando crecían en asociación (Figura 4.3a). La interacción positiva y significativa entre la historia de vida y el tiempo desde el fuego ( $Fv * TDF$  en Cuadro 4.1) indicó que cuando crecían en asociación, la pendiente del IAB del ciprés superó la de las rebrotantes, sugiriendo que el BAI del ciprés eventualmente excedería el de las rebrotantes. De manera contraria, cuando crecían como control, a inicios post-fuego el IAB del ciprés fue significativamente mayor que el de las rebrotantes, pero los dos mostraron una pendiente similar a lo largo del tiempo desde el fuego (Figura 4.3b).

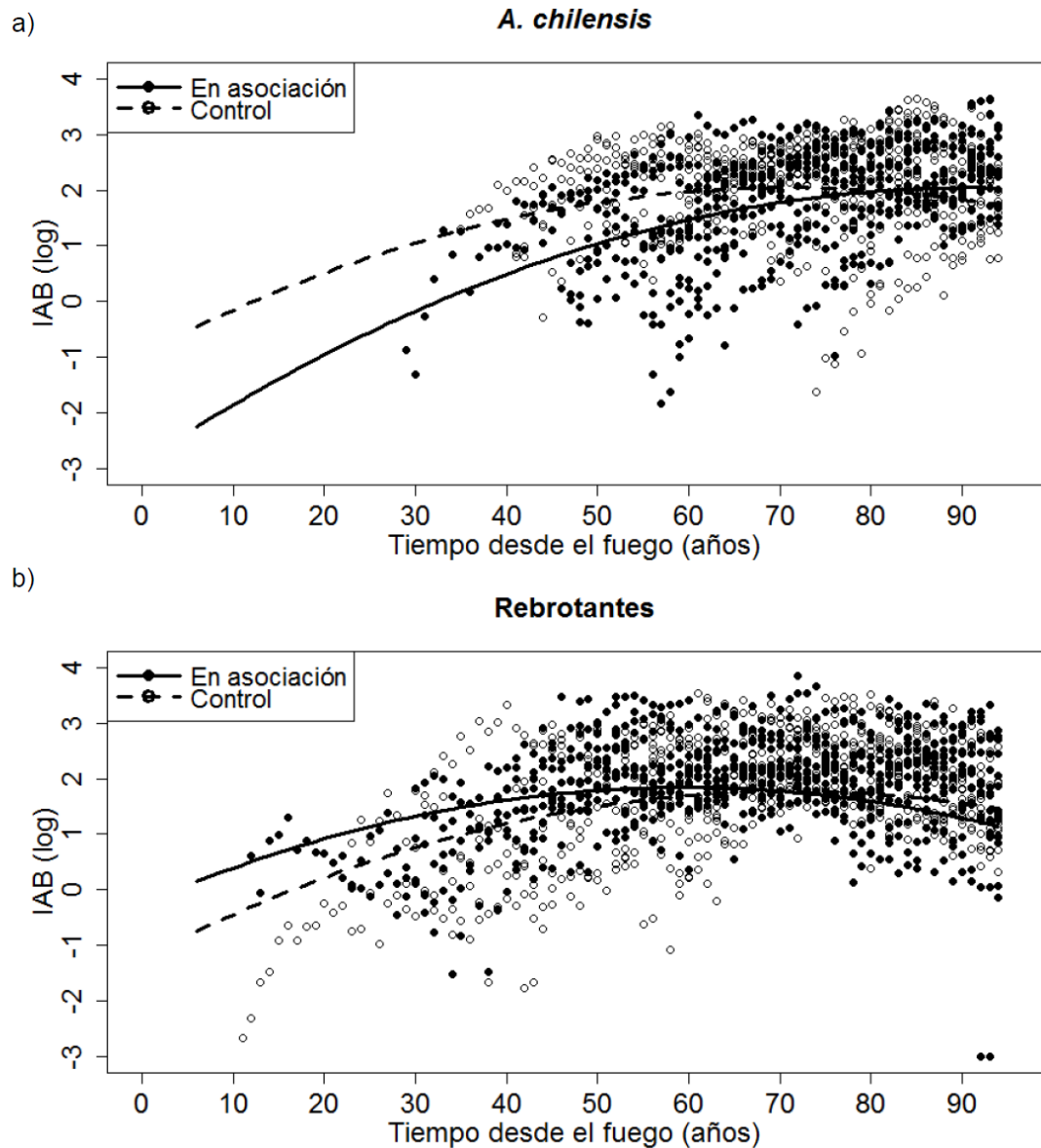




**Figura 4.3.** Incremento de área basal estimado (en escala logarítmica) a lo largo del tiempo desde el fuego para: a) rebrotantes (círculos vacíos y línea punteada) y cipreses (círculos negros y línea llena) creciendo en asociación (pares), y b) rebrotantes y cipreses creciendo aislados en el micrositio (controles). Las curvas representan la estimación por el modelo y los círculos son los datos observados.

A su vez, el modelo predijo que 50 años luego del fuego (a una edad de 22 años), los cipreses control aumentaron  $8 \text{ cm}^2 \text{ año}^{-1}$  en IAB con una interacción positiva entre la historia de vida y la condición de crecimiento, mientras que los árboles en asociación con las rebrotantes aumentaron el IAB en  $3,58 \text{ cm}^2 \text{ año}^{-1}$  (Figura 4.4a). Sin embargo, la triple interacción negativa entre la historia de vida, la condición de crecimiento y el tiempo desde el fuego indicó que en etapas avanzadas post-fuego, la pendiente del IAB de los árboles de ciprés fue significativamente más baja cuando crecían aislados en el micrositio que cuando crecían en asociación con las rebrotantes, sugiriendo que el IAB del ciprés creciendo en asociación eventualmente superará el IAB del control (Cuadro 4.1). En el caso de las rebrotantes, 50 años luego del fuego, el modelo predijo  $2,25 \text{ cm}^2 \text{ año}^{-1}$  mayor IAB cuando crecían en asociación con el ciprés que cuando crecían aisladas (Figura 4.4b). Sin embargo, en etapas avanzadas post-fuego, la interacción positiva entre la condición de crecimiento y el tiempo desde el fuego ( $Cc \cdot TDF$  en el Cuadro 4.1) indicó que la pendiente del IAB de las rebrotantes control fue significativamente mayor que cuando crecían en asociación con el ciprés,

sugiriendo que el crecimiento tiende a declinar más rápido cuando las rebrotantes crecen en asociación con el ciprés que cuando crecen aisladas (Figura 4.4b). Finalmente, el modelo detectó una caída en la tasa de crecimiento para todos los individuos en etapas avanzadas post-fuego (TDF<sup>2</sup> en el Cuadro 4.1) y un efecto positivo de la edad en el IAB.

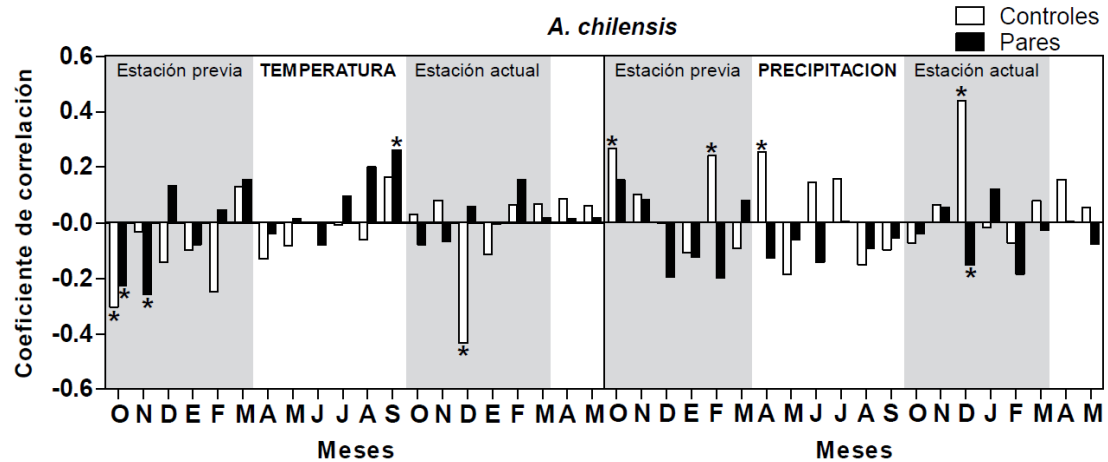


**Figura 4.4.** Incremento de área basal estimado (en escala logarítmica) a lo largo del tiempo desde el fuego para: a) cipreses creciendo en micrositio aislado (círculos vacíos y línea punteada) y en asociación con rebrotantes (círculos llenos y línea llena), y b) rebrotantes creciendo en micrositio aislado y en asociación con cipreses. Las curvas representan la estimación por el modelo y los círculos son los datos observados.

**Cuadro 4.1.** Parámetros estimados por el modelo lineal mixto para comparar el incremento de área basal (IAB) entre rebrotantes y cipreses creciendo en asociación y aislados (controles) a lo largo del tiempo desde el fuego. Las variables independientes incluidas en el modelo fueron la historia de vida (Hv; rebrotante o de reproducción obligada por semilla), condición de crecimiento (Cc; en asociación o aislado), tiempo desde el fuego (TDF), tiempo desde el fuego al cuadrado (TDF<sup>2</sup>), edad y las siguientes interacciones: Hv\*Cc, Hv\*TDF, Cc\*TDF y Hv\*Cc\*TDF. El intercepto representa el crecimiento de las rebrotantes cuando están asociadas a un ciprés (es decir la condición en que Hv es rebrotante y Cc es en asociación). Por lo tanto, en este cuadro Hv representa únicamente a la historia de vida de reproducción obligada por semilla y Cc representa la condición de crecimiento control. Se muestran los coeficientes (en escala logarítmica y estandarizados), errores estándar, los grados de libertad (gl), valor t y valor p.

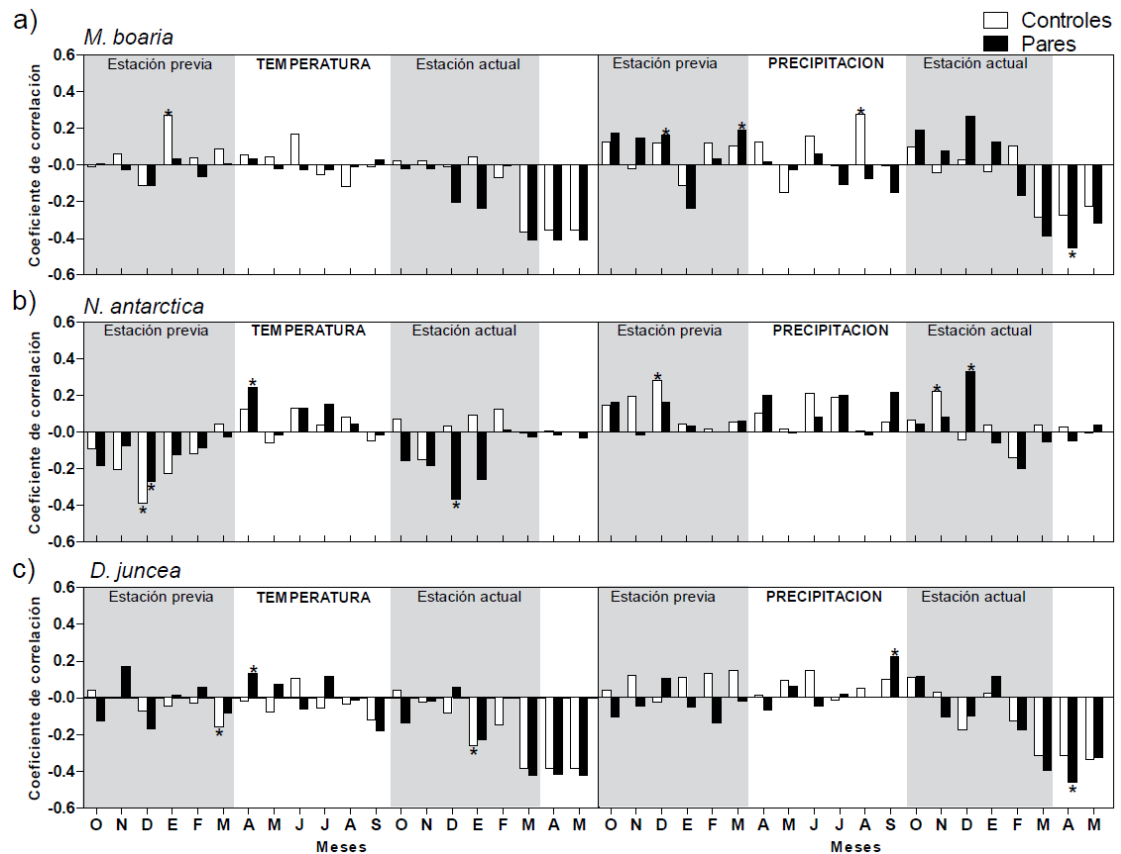
	Coeficiente	Error estándar	gl	t-valor	p-valor
Intercepto	-0,25	0,39	2637	-0,65	0,513
Hv	-2,62	0,47	2637	-5,55	<b>&lt;0,001</b>
Cc	-0,97	0,44	2637	-2,21	<b>0,026</b>
TDF	3,95	0,56	2637	7,08	<b>&lt;0,001</b>
TDF <sup>2</sup>	-1,86	0,24	2637	-7,87	<b>&lt;0,001</b>
Edad	0,29	0,08	2637	3,34	<b>&lt;0,001</b>
Hv*Cc	2,91	0,66	2637	4,44	<b>&lt;0,001</b>
Hv*TDF	2,10	0,34	2637	6,17	<b>&lt;0,001</b>
Cc*TDF	0,78	0,35	2637	2,21	<b>0,027</b>
Hv*Cc*TDF	-2,12	0,49	2637	-4,28	<b>&lt;0,001</b>

Los análisis de función de correlación mostraron respuestas climáticas opuestas entre árboles de ciprés control y creciendo en asociación con rebrotantes. Además, cipreses creciendo en asociación con rebrotantes mostraron en general una pobre respuesta al clima, con correlaciones de un 20% entre el crecimiento y el clima (Figura 4.5). En cambio, el crecimiento radial de los cipreses control respondió más fuertemente a la temperatura y las precipitaciones. Específicamente, respecto a la temperatura, el crecimiento de los cipreses control estuvo, de manera significativa, negativamente correlacionado en Octubre de la estación de crecimiento previa. Mientras que los cipreses creciendo con rebrotantes mostraron correlaciones significativas y negativas con la temperatura de Octubre y Noviembre, pero de menor magnitud a la de los cipreses control. Sin embargo, durante la estación de crecimiento actual, únicamente la temperatura de Diciembre estuvo, de manera significativa, alta y negativamente correlacionada con el crecimiento de los cipreses control (Figura 4.5). Con respecto a la precipitación, las correlaciones con el crecimiento fueron positivas y significativas solamente para los cipreses control en Octubre y Febrero de la estación de crecimiento previa. Durante la estación actual, únicamente el crecimiento de los árboles de ciprés control estuvo, de manera significativa, alta y positivamente correlacionado con la precipitación de Diciembre (Figura 4.5). Contrariamente, el crecimiento de los árboles de ciprés creciendo en asociación con rebrotantes presentó muy bajas correlaciones con las precipitaciones e incluso estuvo significativamente correlacionado, pero de manera negativa, con las precipitaciones de Diciembre de la misma estación.



**Figura 4.5.** Funciones de correlación entre el crecimiento anual y la temperatura mensual (panel izquierdo) y la precipitación mensual (panel derecho) para cipreses creciendo en asociación con rebrotantes (barras negras) y controles (barras blancas). Los meses se muestran en el eje x, donde el primer período (Octubre-Mayo) corresponde al año previo al crecimiento (estación previa) y el segundo período (Octubre-Mayo) corresponde a la estación de crecimiento actual (estación actual). Ambas estaciones de crecimiento se indican mediante el área sombreada del gráfico. Las correlaciones significativas se indican con asteriscos negros.

El crecimiento de las especies rebrotantes mostraron en general mayores correlaciones con las precipitaciones y la temperatura cuando estaban creciendo de manera aislada. En el caso de las especies rebrotantes en asociación con ciprés, su crecimiento presentó correlaciones muy bajas con la temperatura de las dos estaciones de crecimiento, particularmente para *M. boaria* y *D. juncea* (Figura 4.6a y 4.6c). Mientras que el crecimiento de *N. antarctica* mostró correlaciones mayores, las cuales fueron significativas y negativas en Diciembre de las dos estaciones de crecimiento (Figura 4.6b). Las correlaciones con las precipitaciones fueron positivas y significativas con el crecimiento de *M. boaria* durante Diciembre y Marzo de la estación previa. Mientras que para *N. antarctica* el crecimiento solo estuvo positiva y significativamente correlacionado durante Diciembre de la estación actual. En el caso de *D. juncea* en cambio, el crecimiento no mostró correlaciones importantes con las precipitaciones, excepto en Septiembre. Con respecto a las rebrotantes control, *M. boaria* presentó correlaciones altas y significativas con la temperatura de Enero de la estación actual y las precipitaciones de Agosto (Figura 4.6a). En el caso de *N. antarctica* el crecimiento estuvo negativamente correlacionado con la temperatura de Diciembre de la estación previa y positivamente correlacionado con las precipitaciones de Diciembre y Noviembre de la estación previa y actual, respectivamente (Figura 4.6b). Mientras que para *D. juncea*, el crecimiento mostró correlaciones negativas y significativas con la temperatura de Marzo y Enero de la estación previa y actual, respectivamente (Figura 4.6c). Por último, tanto *M. boaria* y *D. juncea* presentaron altas correlaciones con las precipitaciones y la temperatura durante los últimos meses de la estación actual, independientemente de su condición de crecimiento. A diferencia de las funciones de correlación, los valores de sensibilidad media y desvío estándar no se diferenciaron entre las series de ciprés control y las del ciprés creciendo en asociación con rebrotantes (Cuadro 4.2). En el caso de las especies rebrotantes, los valores de sensibilidad media tampoco fueron distintos cuando crecían en asociación con ciprés o de manera aislada, salvo en el caso de *D. juncea* control que presentó mayores valores de sensibilidad media que en asociación.



**Figura 4.6.** Funciones de correlación entre el crecimiento anual y la temperatura mensual (paneles a la izquierda) y la precipitación mensual (paneles a la derecha) para: a) *M. boaria*, b) *N. antarctica*, c) *D. juncea* en asociación con ciprés (barras negras) y controles (barras blancas). Los meses se muestran en el eje x, donde el primer período (Octubre-Mayo) corresponde al año previo al crecimiento (estación previa) y el segundo período (Octubre-Mayo) corresponde a la estación de crecimiento actual (estación actual). Ambas estaciones de crecimiento se indican mediante el área sombreada del gráfico. Las correlaciones significativas se indican con asteriscos negros.

**Cuadro 4.2.** Características de las series de crecimiento. Número de series (N) utilizadas para construir las cronologías por especie y condición de crecimiento (Cc; en asociación (A) y control (C)). Se presentan además la sensibilidad media (Sm), el Desvío estándar (Ds) y la autocorrelación media (Ar1; autocorrelación de primer orden). Se presenta  $\pm$  error estándar.

Especie	Cc	N	Período	Sm	Ds	Ar1
<i>A. chilensis</i>	A	19	1947-2013	0,22 $\pm$ 0,007	0,32 $\pm$ 0,06	0,36 $\pm$ 0,05
<i>A. chilensis</i>	C	20	1950-2013	0,22 $\pm$ 0,009	0,25 $\pm$ 0,01	0,31 $\pm$ 0,04
<i>D. juncea</i>	A	3	1936-2013	0,29 $\pm$ 0,009	0,44 $\pm$ 0,02	0,07 $\pm$ 0,02
<i>D. juncea</i>	C	3	1923-2013	0,33 $\pm$ 0,01	0,46 $\pm$ 0,03	0,18 $\pm$ 0,02
<i>M. boaria</i>	A	9	1946-2013	0,35 $\pm$ 0,02	0,43 $\pm$ 0,05	0,24 $\pm$ 0,06
<i>M. boaria</i>	C	8	1939-2013	0,33 $\pm$ 0,01	0,46 $\pm$ 0,04	0,16 $\pm$ 0,04
<i>N. antarctica</i>	A	7	1954-2013	0,35 $\pm$ 0,02	0,48 $\pm$ 0,05	0,24 $\pm$ 0,07
<i>N. antarctica</i>	C	9	1954-2013	0,38 $\pm$ 0,02	0,39 $\pm$ 0,03	0,26 $\pm$ 0,06

#### 4.4. Discusión

En este capítulo no encontré evidencia que los arbustos, los cuales usualmente aparecen temprano en la sucesión post-fuego debido a un rebrote vigoroso, ejercieran facilitación neta en el crecimiento temprano del ciprés, una especie que llega más tarde en la sucesión mediante la dispersión de sus semillas. Contrariamente, IAB más bajos de cipreses creciendo en asociación con rebrotantes durante etapas intermedias comparado con cipreses creciendo aislados, sugiere un fuerte efecto de inhibición de las rebrotantes sobre el crecimiento de los cipreses, el cual se extendió por un período de al menos 15 años entre 1960 y 1980, probablemente debido al sombreo. Posteriormente, se puede reconocer una tercera etapa en la que el crecimiento de los cipreses es sustancialmente superior al de las rebrotantes, mayormente debido a que éstas disminuyen sus tasas de crecimiento. En esta etapa, probablemente el momento en el que los cipreses comienzan a superar en altura y a sombrear a las rebrotantes, el crecimiento de las rebrotantes asociadas a los cipreses fue menor comparado con las rebrotantes control. Sin embargo, más tarde las diferencias desaparecen cuando el crecimiento de las rebrotantes control también decae, probablemente debido al envejecimiento (Veblen y Lorenz 1987, 1988). Por otro lado, en esta etapa el IAB de los cipreses creciendo en asociación con rebrotantes, no difirió del de los cipreses control, sugiriendo que la superación en altura de las rebrotantes liberó a los cipreses de la competencia por luz. Esto coincide con lo que ha sido previamente encontrado en otros trabajos (Veblen et al. 1992, Kitzberger et al. 2000, Letourneau et al. 2004, Nuñez et al. 2009) y sugiere que la competencia entre rebrotantes y cipreses por otros recursos (e.g. agua y nutrientes) no sería lo suficientemente fuerte como para determinar la reducción en el crecimiento de los árboles. Aún más, como sugieren las funciones de correlación, la asociación entre los árboles de ciprés y las rebrotantes podría ser mutuamente benéfica, dado que parece amortiguar o suavizar los efectos de la variabilidad climática sobre el crecimiento. En este sentido, durante años de temperaturas extremas los árboles creciendo en asociación se verían menos afectados que los que crecen de manera aislada.

El clásico patrón sucesional post-fuego del reemplazo basado en la facilitación temprana de las rebrotantes sobre el ciprés, seguido por un desplazamiento competitivo cuando el ciprés supera en altura el dosel de las rebrotantes, sugerido para situaciones más xéricas en la zona de ecotono entre el bosque y la estepa en Patagonia (Veblen et al. 1992, Kitzberger et al. 2000), no se ajusta completamente a los datos. En primer lugar, a diferencia de lo planteado en la predicción 4.1.1, no encontré evidencias de una facilitación temprana, al menos usando el crecimiento como variable respuesta. En este trabajo, la hostilidad del sitio pudo no haber sido suficientemente fuerte como para inducir facilitación temprana de las rebrotantes sobre los cipreses. Sin embargo, también es probable que como la altura de tarugado fue a 40 cm, el tarugo podría no estar conteniendo todos los anillos de crecimiento que corresponden a la etapa inicial de establecimiento y crecimiento del ciprés, por lo que no se puede descartar que no haya ocurrido facilitación. En segundo lugar, mientras las rebrotantes inhibieron fuertemente el crecimiento de los cipreses a inicios de la sucesión, lo cual concuerda con lo indicado en la predicción 4.1.2, los cipreses ejercieron una moderada inhibición sobre el crecimiento de las rebrotantes en etapas avanzadas post-fuego. Este resultado coincide con la predicción 4.1.3 que indica que las rebrotantes creciendo asociadas a un ciprés tendrán menores tasas de crecimiento que las rebrotantes creciendo en micrositios aislados. Sin embargo, esperaba encontrar una inhibición más fuerte de los cipreses sobre las rebrotantes, especialmente cuando los árboles hubieran superado totalmente en

altura el dosel arbustivo. Probablemente, la supresión de los árboles sobre el crecimiento de las rebrotantes fue moderado, ya que los árboles eran todavía ligeramente más altos que las rebrotantes. Asimismo, la inhibición moderada de los cipreses sobre el crecimiento de las rebrotantes podría ocurrir más probablemente en situaciones sucesionales en las que el ciprés entra en el matorral en baja densidad, ya que la mortalidad de rebrotantes debajo de bosques de ciprés densos ha sido ampliamente documentada (Veblen y Lorenz 1987, 1988, Nuñez et al. 2009).

Un resultado llamativo de este trabajo es que las especies rebrotantes creciendo en asociación con cipreses mostraron tasas de crecimiento mayores que las rebrotantes creciendo aisladas, durante la etapa intermedia de la sucesión, lo que contrasta altamente con lo planteado en la segunda parte de la predicción 4.1.2. Esto podría sugerir que el ciprés creciendo debajo de las rebrotantes durante esta etapa podría estar facilitando de alguna manera su crecimiento, a través de la mejora de las condiciones micro-ambientales locales o la incorporación de algún nutriente importante al suelo. Se ha documentado que la hojarasca de ciprés es rica en Calcio y por lo tanto los suelos debajo de esta especie muestran valores de pH más altos y con mayor concentración de cationes comparado con otras especies nativas (Satti et al. 2007). Otra explicación podría ser la ocurrencia del proceso de ascenso hidráulico (“hydraulic lift”; Richards y Caldwell 1987), es decir, del movimiento de agua a través de las raíces desde capas del suelo más profundas y húmedas hacia capas de suelo más superficiales y secas (Dawson 1993). El ascenso hidráulico aumenta no solo la disponibilidad de agua y nutrientes, sino que también amortigua frente a los déficits de agua (Caldwell y Richards 1989, Pretzsch et al. 2013). Este mecanismo podría ser una explicación posible debido a que el ciprés tiene un sistema radicular que llega a mayor profundidad, y por lo tanto a fuentes de agua más profundas, que las especies rebrotantes (Veblen et al. 1996). Sin embargo, efectos de facilitación de especies de sotobosque hacia especies del dosel superior, en esta y otras comunidades de plantas, todavía no están muy bien comprendidas y merecen mayor exploración experimental.

Las funciones de correlación sugieren que el ciprés y las especies rebrotantes creciendo en asociación son menos sensibles al clima que cuando crecen solos. El ciprés, por un lado, mostró inusualmente bajas correlaciones entre el crecimiento y las variables climáticas cuando crecía en asociación con rebrotantes, sugiriendo que tal asociación permite al ciprés ser menos responsivo a la variabilidad climática (i.e. crecer de manera más homogénea en el tiempo independientemente del clima). En cambio, la superior respuesta del ciprés control al clima coincide con lo que se ha documentado para esta especie en trabajos previos (Villalba y Veblen 1997a). Es posible que las rebrotantes pudieran estar amortiguando las condiciones ambientales e indirectamente permitiendo que el crecimiento del ciprés sea más independiente del clima. Esto concuerda con varias líneas de evidencia las cuales encontraron que la radiación solar y la temperatura son menores debajo del dosel de las especies arbustivas rebrotantes y que la humedad se ve incrementada (Gobbi y Schlichter 1998, Raffaele y Veblen 1998, Kitzberger et al. 2000). Estas condiciones más apropiadas para crecer, podrían permitir una menor dependencia del clima. Por otro lado, *M. boaria* y *N. antarctica*, mostraron una menor respuesta al clima cuando crecían en asociación con el ciprés aunque de un modo menos claro que lo encontrado para el ciprés. Además, en muchos casos mostraron un patrón de respuesta opuesto al del ciprés, lo que podría tener que ver más con la particularidad de las especies. Es importante destacar que en ninguna de estas especies se encontraron diferencias respecto al valor de sensibilidad media de las series de crecimiento, lo que indica que se deberían realizar más estudios e incluso aumentar

el número de individuos muestreados para poder tener una mejor idea de cómo varía su respuesta al clima según su condición de crecimiento. *D. juncea*, por su parte, no mostró una respuesta clara a las condiciones climáticas, y pese a que presentó un mayor valor de sensibilidad media cuando crecía de manera aislada, no se sería correcto extraer importantes conclusiones por el bajo número de muestras que se obtuvieron de esta especie. Además, las altas correlaciones al final de la estación de crecimiento actual encontradas para esta especie y para *M. boaria* también podrían deberse a un bajo número muestral.

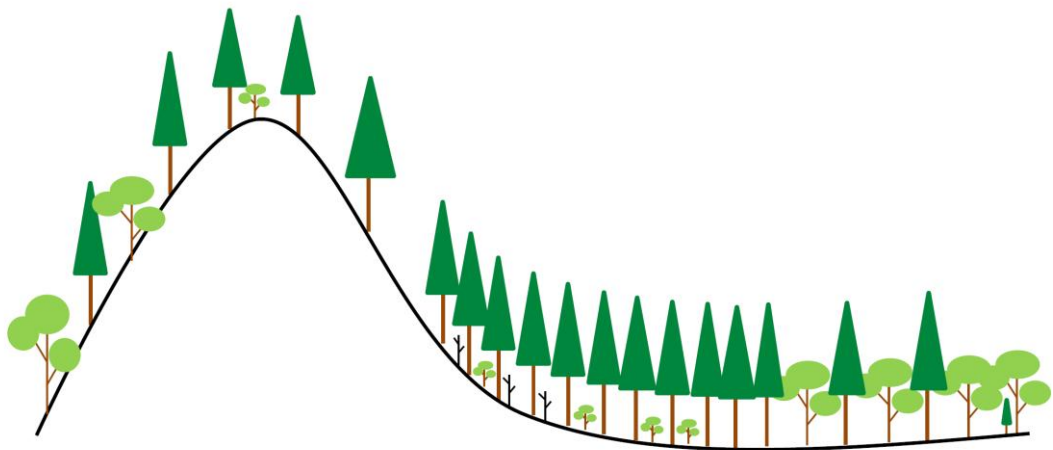
Los cambios temporales en las interacciones entre plantas modulan la estructura de las comunidades a lo largo de la sucesión post-fuego, lo que al mismo tiempo tiene una influencia en la inflamabilidad del sistema y puede determinar la respuesta de las plantas al clima. En este capítulo, encontré que si bien las rebrotantes pueden ser indispensables para el establecimiento exitoso del ciprés, éstas posteriormente inhiben su crecimiento, enlenteciendo así el proceso sucesional post-fuego. Esto puede tener implicancias en la dinámica de retroalimentación entre el fuego y la vegetación, ya que la estructura de la comunidad se mantendría con mayor inflamabilidad por períodos más prolongados. Esto se debe a que la comunidad tendría múltiples estratos, con el ciprés en el sotobosque y las arbustivas rebrotantes en el dosel superior, lo que genera una continuidad vertical de combustible, incrementando así la probabilidad de ignición y de propagación del fuego (Paritsis et al. 2015). Considerando el esperado aumento en la frecuencia de incendios dado por el cambio climático, esto podría generar una reducción de los períodos libres de fuego, determinando que la comunidad permanezca en un estado de mayor inflamabilidad y promoviendo retroalimentaciones positivas entre el fuego y la vegetación (Paritsis et al. 2015). En este sentido, el curso sucesional podría cambiar hacia un estado alternativo con una menor abundancia de individuos de ciprés (Pausas 2015).

Por otro lado, encontré indicios de que la asociación entre especies rebrotantes y el ciprés podría estar determinando su respuesta al clima, ya que en algunos casos, ambos mostraron menor sensibilidad al clima cuando crecían en asociación comparado a los controles. Complementario a resultados reportados previamente que demuestran que los arbustos podrían estar moderando la respuesta de los cipreses a la sequía y promoviendo su establecimiento durante períodos climáticos subóptimos (Kitzberger et al. 2000), en este capítulo sugiero que esta idea podría extenderse al crecimiento: plantas vecinas podrían estar amortiguando la variabilidad climática de manera que el crecimiento en complejos de plantas estrechamente asociadas es menos sensible a extremos climáticos comparado a plantas que crecen aisladas. De este modo cabe resaltar la importancia que podría tener la facilitación en términos de proveer amortiguación frente a factores climáticos a lo largo de períodos sucesionales de largo plazo y en comunidades de plantas longevas (Lebourgeois et al. 2013, Pretzsch et al. 2013). Esto merece seguir siendo estudiado ya que la evidencia aquí presentada no es muy fuerte, dado que por ejemplo no hubo grandes diferencias en la sensibilidad media al clima. De este capítulo se desprende que el estudio de las variaciones en el crecimiento a lo largo de la sucesión es esencial para comprender el funcionamiento de las comunidades vegetales, como las interacciones entre especies, lo que a la vez es clave para explicar la dinámica de inflamabilidad en el tiempo en paisajes propensos al fuego y predecir alteraciones asociadas a cambios en el régimen de disturbios debido al cambio climático.



## CAPITULO V

### **Mecanismos de persistencia de arbustivas rebrotantes en rodales de ciprés en estadios avanzados post-fuego**



## 5.1. Introducción

Tempranamente la ecología vegetal ha enfatizado la importancia de la composición inicial y los gradientes temporales de recursos, en determinar las trayectorias sucesionales post-disturbio (Egler 1954, Drury y Nisbet 1973, Connell y Slatyer 1977). El mecanismo de “florística inicial” (initial floristics) asume que muchas comunidades en estadios maduros (o tardíos en la sucesión) retienen en forma latente o suprimida los propágulos de especies con distintas historias de vida y estrategias de persistencia que dominarán eventualmente, ante un disturbio, distintas etapas de la sucesión. Bajo este modelo, el recambio sucesional de comunidades se da por cambios en la dominancia y vigor de las distintas especies preexistentes mediadas por cambios temporales en la disponibilidad de recursos (e.g. luz, nutrientes). En contraposición, el modelo de “florística de reemplazos” (relay floristics, Egler 1954) asume que la composición de especies de cada etapa es exclusiva y en la medida que las especies van cambiando la disponibilidad de recursos, especies con nuevas estrategias van arribando y dominando el sitio a través de la exclusión de las especies de la comunidad anterior (Clements 1916, Connell y Slatyer 1977).

La frecuencia de disturbios determina la estructura de las comunidades vegetales y la historia de vida de la vegetación dominante (Bellingham y Sparrow 2000). Esto se debe a que las especies difieren en la susceptibilidad a los disturbios, dependiendo de atributos y estrategias de vida particulares de regeneración, crecimiento y modo de dispersión (Grime 1979, Lavorel et al. 1997, McIntyre et al. 1999). Particularmente en sistemas boscosos, pueden coexistir en la composición regional, especies arbustivas con estrategias heliófilas rebrotantes asociadas a una rápida dominancia inicial post-disturbio con estrategias de especies arbóreas dispersadas por semilla que dominan los sitios en estadios avanzados post-disturbio (i.e. baja frecuencia de disturbio) y producen restricciones lumínicas sobre las primeras. En esta instancia resulta clave determinar si las especies rebrotantes poseen la capacidad de permanecer (ya sea como adultos, propágulos u órganos subterráneos) bajo las condiciones generadas por las arbóreas o si alternativamente las primeras son excluidas del sitio y requieren de por ejemplo la dispersión para colonizar sitios disturbados. Cuantificar y comprender los mecanismos de coexistencia (o falta de ella) de especies con historias de vida y estrategias contrastantes en estadios avanzados post-disturbio resulta fundamental para determinar las trayectorias sucesionales ante futuros disturbios.

La capacidad de rebrote es un atributo clave para la persistencia, que influye en la ecología de individuos, poblaciones y comunidades (Bond y Midgley 2001). Las especies rebrotantes tienen órganos de reserva sub-superficiales que es lo que les permite crecer y revegetar el sitio rápidamente luego de la ocurrencia de un disturbio. Ante baja frecuencia de disturbios, aumenta el destino de los recursos a reservas, lo que tiene un costo en contra del crecimiento de la parte aérea de la planta y la reproducción (Chapin et al. 1990, Iwasa y Kubo 1997). Por ello, a mayor tiempo desde la ocurrencia de un disturbio (y la consecuente reducción en la disponibilidad de luz debido a un gran desarrollo del dosel dominante), se ve favorecido el destino de los recursos a los órganos de reserva (Kobe 1997, Bellingham y Sparrow 2000), quedando la planta en un estado de latencia aparente. Asimismo, la persistencia prolongada de árboles dominando el dosel superior, termina suprimiendo la capacidad de rebrote (Del Tredici 2001) y reduciendo las oportunidades de reclutamiento espacial y temporalmente, disminuyendo de manera potencial la diversidad del bosque (Bond y Midgley 2001, Nuñez y Raffele 2007). En estas condiciones de baja disponibilidad lumínica, las plantas rebrotantes no

producen frutos o lo hacen en menor cantidad. Además, las especies rebrotantes generalmente producen menos semillas, tienen bancos de semillas más pequeños y producen menos plántulas que las no rebrotantes (Keeley 1977).

En el noroeste de la Patagonia ha sido ampliamente documentado que luego de un fuego, e independientemente de la vegetación que dominaba previamente, las especies arbustivas son las primeras en revegetar el sitio dada su importante capacidad de rebrote (Veblen et al. 1996, Mermoz et al 2005). Sin embargo, se desconoce si en sitios afectados por una muy baja frecuencia de fuego, éstas permanecen suprimidas en el sotobosque de manera latente hasta que la ocurrencia de un nuevo disturbio permite su rebrote o si ante la ocurrencia del disturbio, las especies recolonizan el sitio por otros mecanismos como la germinación de semillas del banco del suelo. Por ejemplo, ha sido sugerido que la especie arbustiva *Aristotelia chilensis* disminuye su vigor y pierde la capacidad de florecer (y por ende de producir semillas) en bosques densos, mientras que si se genera un claro en el bosque, las plantas pueden recuperar vigor y volver a florecer (Bravo et al. 2015). Por otro lado, *N. antarctica* tiene semillas de muy baja capacidad germinativa por ausencia de embriones viables, lo que compensaría su alta capacidad de reproducción vegetativa (Premoli 1991), como lo indican otros autores acerca de los mecanismos de compensación en especies rebrotantes (Chapin 1990, Keeley 1977). Si bien las especies arbustivas están poco representadas en los bancos de suelo (Raffaele y Gobbi 1996, Damascos et al. 1999), este podría ser otro mecanismo que permita su persistencia en condiciones de poca disponibilidad de luz.

En el estadio post-fuego avanzado donde el bosque de ciprés domina el estrato superior, el mismo podría llegar a excluir competitivamente a especies del matorral. Por ejemplo, ha sido documentado que plantaciones de pino en Patagonia eliminaron la capacidad de rebrote post-fuego de especies arbustivas (Nuñez y Raffaele 2007). La baja disponibilidad de luz y la incapacidad de rebrotar, obliga a las especies de matorral a depender de un mecanismo de reproducción en el cual es menos eficiente (e.g. la producción de semillas). Por lo tanto, la disminución en la frecuencia de disturbios podría afectar negativamente a las especies adaptadas a una alta frecuencia, como son las especies heliófilas arbustivas. Una forma de evaluar si las especies arbustivas persisten en el sotobosque es efectuar experimentos manipulativos, como raleos, tratando de simular lo más parecido posible el proceso natural de autorraleo del bosque (Franklin et al. 2002) para evaluar si ante el aumento en la luz incidente, las especies arbustivas reaparecen o adquieren mayor vigor. Los raleos generan aumentos en la cantidad de radiación solar que ingresa al sotobosque (Ford y Newbould 1977) y en la disponibilidad de agua y nutrientes (Parsons et al. 1994, Bauhus 1996, Brown et al. 2005). Ante el incremento de la disponibilidad de radiación, algunas especies son capaces de aprovecharla aumentando su crecimiento (Denslow 1987, Valverde y Silvertown 1997, Mwau y Witkowski 2008). Usualmente, aumentos en la cantidad de luz en el sotobosque generan incrementos en la riqueza de especies y la emergencia de un mayor número de individuos (Nash Suding 2001, Decocq et al. 2004), mientras que aumentos en los nutrientes puede disminuir la riqueza ya que incrementa la exclusión competitiva (Tilman 1987). Si bien algunos estudios realizados en la región aportan datos acerca del efecto de raleos en cipresales, los mismos fueron efectuados para evaluar la capacidad de regeneración del ciprés en el sotobosque y estudiar las interacciones de juveniles de ciprés con especies arbustivas (Gobbi y Schlichter, 1998, Letourneau et al. 2004, Gobbi, 2007). Por lo tanto, no existen trabajos en los que hayan evaluado si las especies arbustivas persisten en el sotobosque de cipresales densos, y si lo hacen, qué mecanismo utilizan para ello.

El objetivo de este capítulo es determinar mediante qué mecanismos las especies arbustivas rebrotantes persisten en el sotobosque cuando el ciprés domina el estrato superior en alta densidad. Por lo tanto, propuse las siguientes hipótesis y predicciones:

**Hipótesis 5.1.** Las especies arbustivas rebrotantes persisten en el sotobosque de cipresales densos por un mecanismo de tolerancia a la competencia por luz, mediante el cual priorizan el destino de los recursos hacia los órganos de reserva sub-superficiales.

**Predicción 5.1.** Incrementos en radiación aumentará el largo (i.e. elongación) y el número de los tallos de las especies rebrotantes.

**Hipótesis 5.2.** Las especies arbustivas rebrotantes persisten en el sotobosque de cipresales densos mediante la formación de bancos de semillas en el suelo, en los cuales permanecen latentes o en estado de dormición.

**Predicción 5.2.** Ante incrementos en la radiación sobre el suelo, las semillas se activarán directamente por la radiación e indirectamente a través del aumento de la temperatura del suelo, incrementándose el número de individuos de arbustivas germinados.

Asimismo esperaba que en el largo plazo, de verse incrementada por ejemplo la germinación de semillas del banco del suelo, aumente la riqueza (número de especies) y la abundancia (número de individuos por especie) de arbustivas en el sotobosque del cipresal. Para poner a prueba estas hipótesis y predicciones lleve a cabo un experimento manipulativo el cual consistió en el raleo de un bosque de ciprés a distintas intensidades con el objetivo de establecer condiciones lumínicas diferentes y evaluar cambios en el sotobosque asociados. Si bien la intervención en un bosque también implica otros cambios, como alteraciones en la disponibilidad de agua, nutrientes y espacio físico (Ford y Newbould 1977, Parsons et al. 1994, Bauhus 1996, Brown et al. 2005), en este capítulo evalué únicamente el cambio en la disponibilidad de luz como variable abiótica.

## **5.2. Materiales y Métodos**

### **5.2.1. Sitio de estudio**

Para esto llevé a cabo un experimento de raleo mediante el cual se extrajeron individuos de ciprés a distinta intensidad, para generar incrementos en luz que pudieran activar respuestas de especies arbustivas. Realicé el experimento en un bosque dominado por ciprés de 1,5 hectáreas ubicado en una propiedad privada en El Manso, provincia de Río Negro (41° 10' - 41° 40' S y 71° 14' - 71° 51' W). Este sitio se encontraba protegido del ingreso de ganado desde 2005. Sin embargo, se permitió el ingreso de bueyes en algunas ocasiones para retirar los fustes de los árboles raleados.

**Cuadro 5.1.** Características ecológicas y dasonómicas del rodal. Presento la abundancia total de individuos por especie del dosel dominante y subdominante. También presento la densidad promedio  $\pm$  desvío estándar (ind/ha), el DAP promedio  $\pm$  desvío estándar y el área basal total (m<sup>2</sup>/ha) de cada una de las especies.

Especie	Abundancia	Densidad	DAP	Área basal
Ciprés	469	18,76 $\pm$ 11,07	13,91 $\pm$ 9,37	20,58
Coihue	170	6,8 $\pm$ 6,90	18,93 $\pm$ 15,81	16,21
Maqui	41	1,64 $\pm$ 2,34	6,02 $\pm$ 0,803	0,24
Radal	34	1,36 $\pm$ 2,66	8,18 $\pm$ 3,57	0,42
Laura	9	0,36 $\pm$ 0,87	8,14 $\pm$ 1,96	0,09
Espino negro	5	0,2 $\pm$ 0,83	7,2 $\pm$ 1,30	0,04
Chin-chin	2	0,08 $\pm$ 0,39	6,45 $\pm$ 0,21	0,01

Otras especies que componían el dosel superior del bosque en menor abundancia eran *Nothofagus dombeyi* (coihue) y *Schinus patagonicus* (laura), *Lomatia hirsuta* (radal), *Aristotelia chilensis* (maqui) y *Colletia hystrix* (espino negro) (Cuadro 5.1). El sotobosque tenía una baja cobertura de vegetación (Foto 5.1) y se componía de ejemplares suprimidos de las especies arbustivas ya mencionadas y además de *Berberis darwinii* (michay), *Berberis buxifolia* (calafate), *Gaultheria mucronata* (chaura), *Maytenus boaria* (maitén), *Maytenus chubutensis* (maitén arbusto), *Azara microphylla* (chin-chin) y *Rosa rubiginosa* (rosa mosqueta; especie exótica). La cobertura de herbáceas y gramíneas era escasa.

### 5.2.2. Actividades pre-raleo

Durante Julio de 2011, ubiqué al azar 50 parcelas circulares de 100 m<sup>2</sup>. Luego, durante Septiembre y Octubre, antes de efectuar el raleo y antes del comienzo de la estación de crecimiento, en cada una medí el diámetro a la altura del pecho (DAP) de cada árbol mayor a 5 cm de DAP con una cinta diamétrica para determinar el área basal por parcela. Asimismo, dentro de cada parcela instalé de manera permanente una parcela circular de 10 m<sup>2</sup>, la cual quedó identificada mediante una estaca metálica clavada en el suelo en el centro de la misma con un precinto numerado. Las parcelas se encontraban distanciadas por 10 m al borde y en cada una determiné el número de especies arbustivas menores a 5 cm de DAP (i.e. riqueza) y el número de individuos por especie (i.e. abundancia). Para evaluar la capacidad de rebrote de especies arbustivas en el sotobosque seleccioné a los tres individuos de laura que se encontraran más cerca del centro de cada parcela y que fueran de entre 20 y 70 cm de alto (Foto 5.1). A estos los marqué con un precinto numerado para su identificación. Seleccioné a individuos de esta especie ya que era una de las más abundantes entre las especies arbustivas del sotobosque, lo que permitió tener tres repeticiones por parcela. A las mismas les conté el número de tallos principales (que brotaban de la base) y a tres de ellos les medí el largo con una cinta métrica. Asimismo, conté el número de tallos secundarios totales por planta (tallos que brotaban de cada uno de los tallos principales). A los tres tallos principales los marqué con una cinta de distinto color con la cual poder reconocer cada uno individualmente para medirlo en sucesivos muestreos.



**Foto 5.1.** Individuo de laura en el que se puede observar cómo se marcaba con un precinto azul plástico numerado en la base para seguir el crecimiento en el tiempo. Además se pueden observar las cintas de colores colocadas en las bases con las que identificaba a cada tallo principal y secundario.

Por último, saqué una fotografía hemisférica en el centro de cada parcela para estimar la radiación solar que ingresaba al sotobosque (Rich 1990). Para esto utilicé una cámara digital (CoolPix 995, Nikon) con una lente convexa del tipo ojo de pez (FCE8, Nikon) que tiene un campo visual de 180°. Tomé las fotos a un metro de altura del suelo, nivelando horizontalmente con un trípode. Las fotografías fueron tomadas con un cielo completamente nublado para asegurar que la iluminación fuera homogénea y lograr un adecuado contraste entre el dosel de la vegetación y el cielo (Foto 5.2). Las fotos se analizaron digitalmente mediante el programa WinSCANOPY™ (versión 2003b) para obtener las variables factor de sitio total (FST), factor de sitio directo (FSD), factor de sitio indirecto (FSI) y porcentaje de cielo abierto. FST es la proporción entre la radiación solar directa e indirecta recibida bajo el dosel en relación a la radiación solar directa e indirecta recibida por encima del dosel. FSD es la proporción de luz solar directa debajo del dosel en relación a la recibida por encima del dosel y FSI es la proporción de luz solar indirecta debajo del dosel en relación a la recibida encima del dosel. Estas tres variables son calculadas por el programa a partir del modelado de la radiación para toda la temporada de crecimiento que en esta región es entre Noviembre y Abril. La variable cielo abierto es el porcentaje de cielo captado en la foto que no estaba obstruido por vegetación y es la que utilicé para adjudicar las parcelas a los tratamientos de raleo, ya que es la que permitía determinar si la parcela era un sitio con dosel de bosque cerrado o abierto.





**Foto 5.2.** Foto hemisférica en la que se puede ver el contraste entre el cielo y la vegetación.

### **5.2.3. Raleo**

Para adjudicar las parcelas a los tratamientos de raleo, clasifiqué a las parcelas según su porcentaje de cielo abierto: las que tenían un porcentaje menor al 8% y mayor al 20% fueron dejadas como control de los tratamientos de bajo porcentaje de cielo abierto pero que iban a ser raleadas y de alto porcentaje de cielo abierto pero que iban a ser intervenidas, respectivamente. Lo realicé de esta manera ya que por un lado había pocas parcelas que tuvieran el dosel tan cerrado como las que tenían solo un 8% de cielo abierto y por otro lado no se quería abrir el dosel del bosque en más de un 20%. Al resto de las parcelas les adjudiqué al azar un tratamiento de raleo: control (0% de extracción del área basal), moderado (25% de extracción del área basal) e intensivo (50% de extracción de área basal). De este modo, el experimento se compuso de 26 parcelas para el tratamiento control, 13 para el moderado y 11 para el intensivo. El raleo fue realizado entre Octubre y Noviembre de 2011 y consistió en la extracción de individuos mayormente de ciprés y en menor medida de coihue, laura, radial y maqui. El número de individuos raleados en las parcelas de tratamiento moderado e intensivo era determinado por el DAP de los mismos, es decir que se extraía el número de árboles que conformaba el área basal determinada por el tratamiento. Por lo tanto, los individuos a extraer fueron seleccionados según su DAP previamente a ir al sitio. Este fue el único criterio de selección de los individuos raleados.

### **5.2.4. Actividades post-raleo**

#### **5.2.4.1. Instalación de bancos de suelo**

Para evaluar si había semillas latentes en el suelo, después de realizado el raleo instalé bancos de suelo en 12 parcelas (4 por cada tratamiento de raleo). Los

dispositivos consistían en un aro de metal de 70 cm de diámetro y 20 cm de alto, sostenido por 3 patas de 30 cm que quedaban enterradas 10 cm en el suelo. El aro era cubierto en su totalidad por un tul blanco, que en los costados llegaba hasta el suelo donde lo enganchaba con estacas de metal para que no se corriera ni levantara. De esta manera con el tul se evitó el ingreso de semillas al suelo, lo que permitió que el dispositivo funcione como banco. Al ser una tela de tul, la misma permitía el ingreso de luz, agua y aire hacia el interior del banco, posibilitando la germinación de las semillas viables que hubiera en el suelo.

#### 5.2.4.2. Monitoreo

En los tres años posteriores al raleo (2012, 2013 y 2014), llevé a cabo un monitoreo de los atributos medidos antes del raleo con el objetivo de evaluar si se generaba una activación de los mecanismos de persistencia de las especies arbustivas (el rebrote de tallos y la germinación de las semillas que se encontraban en el banco del suelo). Para esto, durante el otoño de los tres años, finalizada la estación de crecimiento, conté el número de tallos principales y secundarios de los individuos de laura marcados, y el largo de los tres tallos principales marcados en todas las parcelas. Por otro lado, para evaluar si había cambios en la riqueza y número de individuos de las especies arbustivas del sotobosque (que podía ocurrir por la activación de los mecanismos de persistencia), realicé un censo de especies arbustivas por parcela durante el verano de cada año, en el que registré su riqueza y número de individuos (Foto 5.3). Por otro lado, cada otoño conté el número de individuos arbustivos que germinaron durante el verano en los bancos de suelo. Además, tomé una fotografía hemisférica en otoño de 2012 y 2014, para registrar los cambios en la disponibilidad de luz al poco tiempo del raleo y tres años luego del mismo, respectivamente. En ambas ocasiones, el cielo estaba completamente nublado y se tomaron del modo especificado anteriormente.



**Foto 5.3.** Ejemplo de una parcela del tratamiento de raleo intensivo en el 2011 inmediatamente después del raleo, donde se observan los individuos de laura marcados y la estaca central de la parcela. Se observa que el sotobosque posee baja cobertura vegetal en general.



### 5.2.5. Análisis de datos

#### 5.2.5.1. Efecto del raleo y el tiempo en la disponibilidad de luz

Para evaluar los cambios en disponibilidad de luz generados por los tratamientos de raleo utilicé modelos lineales mixtos ya que contaba con factores fijos y aleatorios y debido a que era un muestreo con medidas repetidas en el tiempo (función lme, paquete nlme en R; Pinheiro et al. 2011). Dado que FSD y FSI se encontraban correlacionados en más de un 50 %, decidí utilizar FST (y específicamente la diferencia de FST entre antes y después del raleo) como variable respuesta del modelo para evaluar el efecto del tratamiento y los años luego del raleo en dicha variable. Principalmente porque esa misma variable sería la que utilizaría como predictora en los modelos estimados para evaluar cambios en las variables medidas en el sotobosque (ver secciones siguientes). Por lo tanto, el modelo se compuso de los factores fijos tratamiento de raleo (tres niveles = 0, 25 y 50 % área basal raleada) y año de muestreo (2011, 2012 y 2014) y el factor aleatorio parcela ( $n=50$ ). Los residuos del modelo no presentaron ningún tipo de patrón, por lo que se interpreta que no presenta autocorrelación.

Para evaluar el efecto de la disponibilidad de luz en el rebrote y elongación de los tallos de laura, en la germinación del banco de suelo y en la abundancia y riqueza de especies consideré distintas variables de disponibilidad de FST (FST en 2011, FST en 2012, FST en 2014, la diferencia de FST entre 2014-2011 y la diferencia de FST entre 2012-2011). Sin embargo, descarté FST de 2014 y la diferencia de FST entre 2014-2011, ya que correlacionaban más de 60% con el FST de 2012. Además como espero que el cambio en FST sea mayor entre 2012-2011 que entre 2014-2011 (ya que el raleo se realizó en 2011), decidí utilizar el FST de 2012 debido a que al ser de mayor magnitud podría tener mayor efecto en las variables respuesta. Por lo tanto, los modelos que describo a continuación, se componen de las variables predictoras FST en 2012, la diferencia de FST entre 2012-2011 y el factor tratamiento de raleo. Asimismo, evalué en todos los modelos el cumplimiento de los supuestos de homogeneidad de varianzas, normalidad, linealidad e independencia.

#### 5.2.5.2. Rebrote y elongación de tallos principales y secundarios en laura

Para evaluar el efecto del tratamiento de raleo y de la disponibilidad de luz en el rebrote de tallos principales ( $n=3$  tallos principales por laura) utilicé un modelo lineal mixto generalizado con distribución Poisson, ya que la variable respuesta era la diferencia en el número de tallos principales de laura entre 2014 y 2011 y no presentaba ningún valor negativo (función glmer, función de enlace log, paquete lme4 en R; Bates et al. 2014). En cambio, para evaluar el efecto del tratamiento de raleo y de la disponibilidad de luz en el rebrote de tallos secundarios de laura ( $n=3$  lauras por parcela) utilicé un modelo lineal mixto con distribución normal, ya que la variable respuesta era la diferencia en número de tallos secundarios entre 2014-2011 y contenía valores negativos en los casos en que se detectó algún tallo muerto durante ese período (función lme, paquete nlme en R; Pinheiro et al. 2011). Decidí utilizar la diferencia en el número de tallos (lo que representa una única medida de cambio en el tiempo por planta) como variables respuesta para tener la posibilidad de detectar los mayores cambios que pudieran ocurrir en el lapso de los tres años post-raleo. En ambos modelos los factores fijos fueron tratamiento de raleo (tres niveles = 0, 25 y 50 % área basal raleada), FST de 2012 y la diferencia de FST entre 2012-2011, mientras que el factor aleatorio fueron las parcelas ( $n=50$ ). Además, realicé otro modelo lineal mixto con los

mismos factores fijos y aleatorios, pero para la variable respuesta diferencia en el largo de los tallos entre 2014 y 2011. En este caso como utilicé la diferencia en el largo (de ahora en más referida como elongación) de los tres tallos principales de cada laura, incluí al número de planta como factor aleatorio agrupado dentro del factor parcela.

#### **5.2.5.3. Germinación en el banco de suelo**

Para evaluar el efecto del tratamiento de raleo y de la disponibilidad de luz en el número de plántulas que germinaban del banco de suelo utilicé modelos lineales generalizados con distribución Poisson (función glm, función de enlace=log en R). Estimé un modelo para los datos registrados en 2012 y 2014 por separado. Los modelos se integraron por el factor tratamiento de raleo (tres niveles = 0, 25 y 50 % área basal raleada) y la variable diferencia de disponibilidad de FST entre 2012-2011 y FST de 2012. Los modelos no presentaban sobredispersión. El modelo que tenía como variable respuesta al número de plántulas germinadas en 2012 no pudo ser estimado, probablemente debido a que solo había datos de individuos germinados para dos de las parcelas.

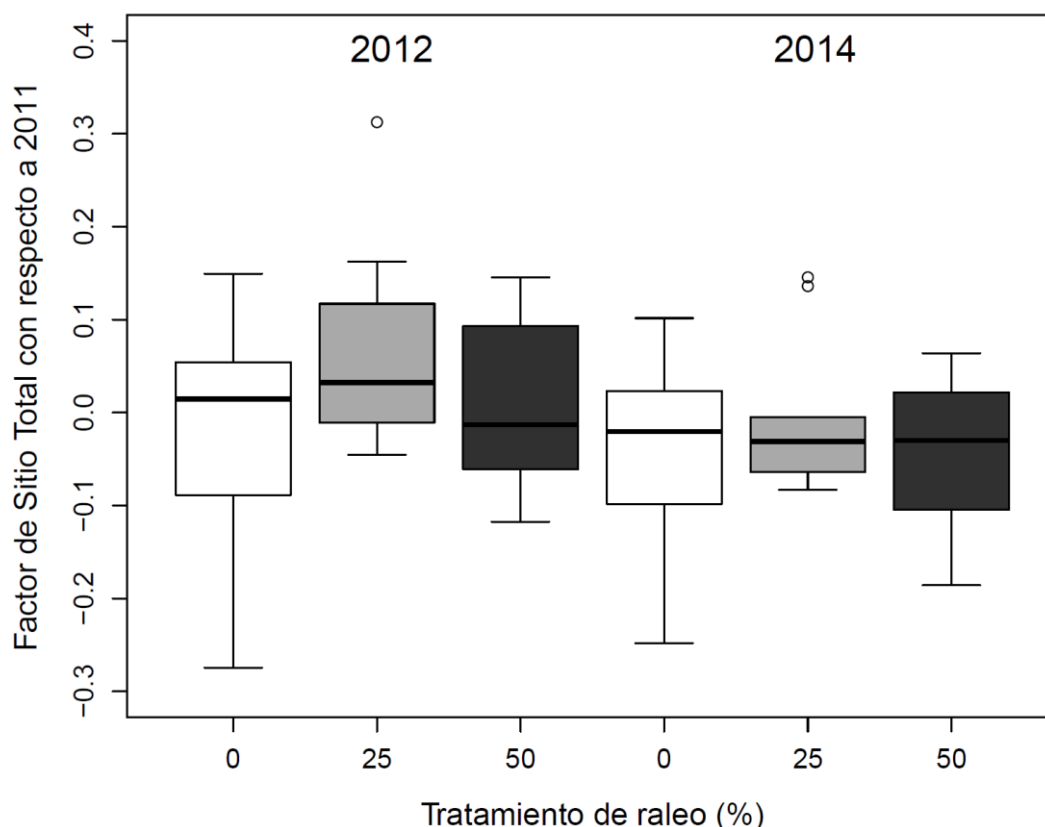
#### **5.2.5.4. Abundancia y riqueza de especies arbustivas**

Para evaluar el efecto del tratamiento de raleo y de las variaciones en la disponibilidad de luz en la riqueza y abundancia de especies arbustivas en el sotobosque utilicé modelos lineales generalizados (función glm, Programa R). En general, los cambios en riqueza y abundancia de especies en el tiempo son lentos, particularmente en sistemas boscosos, por lo tanto utilicé como variable respuesta la diferencia entre la riqueza en 2014 y 2011, y la diferencia en el número de individuos entre 2014 y 2011, los cuales representan los datos colectados durante la ventana de tiempo más larga del muestreo. Como ambas variables se componen de números positivos y negativos, la distribución que utilicé para los modelos fue la Gaussiana (función de enlace=identidad en R). Las variables predictoras que componían ambos modelos fueron la diferencia del FST entre 2012-2011, el FSI de 2012 y el factor tratamiento de raleo (tres niveles = 0, 25 y 50 % área basal raleada). Evalué el cumplimiento de los supuestos de normalidad, heterogeneidad de varianzas, independencia y linealidad.

### **5.3. Resultados**

#### **5.3.1. Efecto del raleo y el tiempo en la disponibilidad de luz**

El tratamiento de raleo moderado aumentó significativamente la diferencia de FST 2012-2011 con respecto al control, lo que se puede ver por la interacción significativa entre tratamiento moderado y año 2012 (Cuadro 5.2). Mientras que en el año 2014 la diferencia de FST disminuyó significativamente. En cambio, el tratamiento de raleo intensivo no generó cambios en el FST en ninguno de los dos años (Figura 5.1).



**Figura 5.1.** El factor de sitio total (FST) aumentó en 2012 con respecto a 2011 en las parcelas del tratamiento moderado de raleo y disminuyó en 2014 bajo el mismo tratamiento. Los tratamientos de raleo están representados por los colores blanco (0 % área basal raleada), gris (25 % área basal raleada) y negro (50 % área basal raleada). La línea horizontal del gráfico de caja y bigotes representa la mediana, la caja es la distribución del 50 % de los datos, mientras que los bigotes representan  $\pm 1,5$  \* el rango intercuartil. Los puntos son outliers.

**Cuadro 5.2.** Parámetros estimados por el modelo mixto para evaluar el efecto del tratamiento de raleo (0, 25 y 50 % del área basal raleada) y el tiempo en la diferencia de factor de sitio total (FST) 2012-2011 y 2014-2011. Presento los valores de los coeficientes estimados, su error estándar, grados de libertad, t-valor y p-valor. Los valores p menores a 0,05 se encuentran resaltados en negrita. Los coeficientes, error estándar, t-valor y p-valor para el factor Año 2014 y las interacciones Tratamiento\*Año 2014 no se muestran ya que tienen la misma magnitud que los de 2012 en este cuadro pero con signo negativo. Los valores p menores a 0,05 se encuentran resaltados en negrita.

	Coeficiente	Error estándar	gl	t-valor	p-valor
Intercepto	-0,05	0,02	47	-2,45	0,017
Tratamiento 50%	-0,01	0,03	47	-0,06	0,949
Tratamiento 25%	0,03	0,03	47	0,98	0,331
Año 2012	0,02	0,01	47	1,91	0,061
Trat. 50%*Año 2012	0,04	0,02	47	1,60	0,115
Trat. 25%*Año 2012	0,05	0,02	47	2,28	<b>0,026</b>

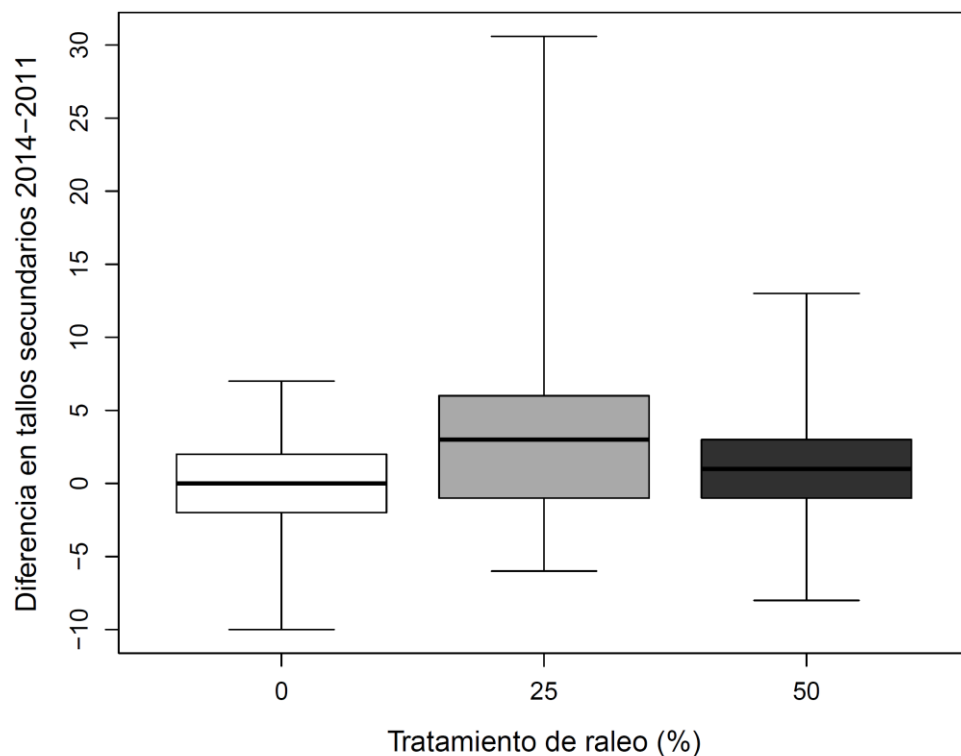
### 5.3.2. Rebrote y elongación de tallos principales y secundarios en laura

Ningún tratamiento de raleo generó cambios en el número de tallos principales de los individuos de laura. Además, ni el cambio en FST entre 2012 y 2011, ni el FST de 2012 tuvieron efecto sobre el número de tallos principales (Cuadro 5.3). En el caso

de los tallos secundarios (Figura 5.2), el tratamiento de raleo moderado incrementó significativamente su número en 3,82 tallos en promedio con respecto al tratamiento control ( $P = 0,023$ , Cuadro 5.4). En cambio, la diferencia de FST entre 2012 y 2011 y el FST de 2012 no tuvieron efecto sobre el número de tallos secundarios. Con respecto a la elongación de los tallos principales, los tratamientos de raleo, el FSI de 2012 y la diferencia de FST 2012-2011 no tuvieron efecto (Cuadro 5.5).

**Cuadro 5.3.** Parámetros estimados por el modelo mixto generalizado con distribución Poisson para evaluar el efecto del tratamiento de raleo (0, 25 y 50 % del área basal raleada), el factor de sitio total (FST) de 2012 y la diferencia de FST 2012-2011 sobre la diferencia del número de tallos principales de laura entre 2011 y 2014 (i.e. tallos principales nuevos). Presento los valores de los coeficientes estimados, su error estándar, z-valor y p-valor.

	Coeficiente	Error estándar	z-valor	p-valor
Intercepto	-2,40	0,55	-4,33	<0,001
Tratamiento 50%	0,26	0,79	0,33	0,737
Tratamiento 25%	0,81	0,74	1,08	0,280
FST 2012-2011	-0,27	0,33	-0,82	0,414
FST 2012	0,39	0,31	1,26	0,206



**Figura 5.2.** El número de tallos secundarios nuevos en laura fue mayor en el tratamiento moderado (25 % raleo del área basal) con respecto al control (0 % área basal). Los tratamientos de raleo se representan por los colores blanco (0 % área basal), gris (25 % área basal) y negro (50 % área basal). La línea horizontal del gráfico de caja y bigotes representa la mediana, la caja es la distribución del 50 % de los datos (rango intercuartil), mientras que los bigotes representan  $\pm 1,5$  \* el rango intercuartil.

**Cuadro 5.4.** Parámetros estimados por el modelo mixto para evaluar el efecto del tratamiento de raleo (0, 25 y 50 % del área basal raleada), el factor de sitio total (FST) de 2012 y la diferencia de FST 2012-2011 sobre la diferencia del número de tallos secundarios de laura entre 2011 y 2014 (i.e. tallos secundarios nuevos). Presento los valores de los coeficientes estimados, su error estándar, grados de libertad, t-valor y p-valor. Los valores p menores a 0,05 se encuentran resaltados en negrita.

	Coefficiente	Error estándar	gl	t-valor	p-valor
Intercepto	-0,31	0,97	289	-0,31	0,754
Tratamiento 50%	1,75	1,73	39	1,01	0,317
Tratamiento 25%	3,83	1,62	39	2,36	<b>0,023</b>
FST 2012-2011	-0,17	0,75	39	-0,23	0,817
FST 2012	0,46	0,74	39	0,63	0,532

**Cuadro 5.5.** Parámetros estimados por el modelo mixto para evaluar el efecto del tratamiento de raleo (0, 25 y 50 % del área basal raleada), el factor de sitio total (FST) de 2012 y la diferencia de FST 2012-2011 sobre la elongación de tallos de laura entre 2011 y 2014. Presento los valores de los coeficientes estimados, su error estándar, grados de libertad, t-valor y p-valor.

	Coefficiente	Error estándar	gl	t-valor	p-valor
Intercepto	5,549	2,004	65	2,768	0,007
Tratamiento 50%	3,021	3,548	39	0,851	0,399
Tratamiento 25%	5,175	3,399	39	1,522	0,135
FST 2012-2011	-0,274	1,582	-39	-0,173	0,863
FST 2012	1,313	1,554	39	0,844	0,403

### 5.3.3. Germinación en el banco de suelo

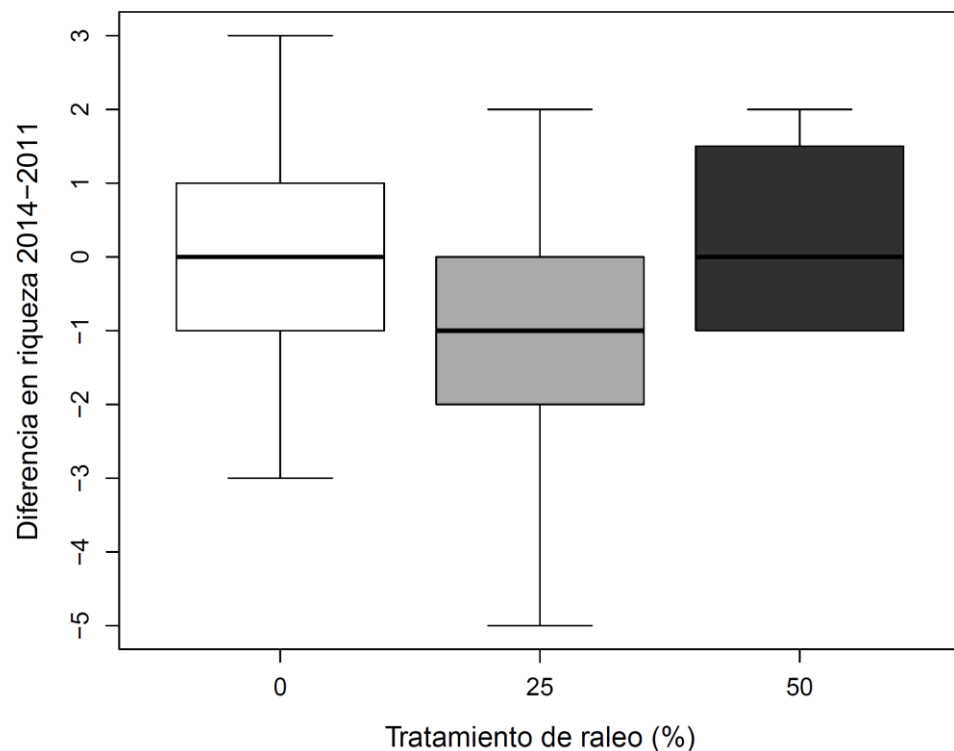
Se registró germinación de plántulas únicamente en los bancos de suelo de dos parcelas en el año 2012, por lo que no se pudo estimar un modelo para este año. Sin embargo, en 2014 se registró germinación de plántulas en todas las parcelas y el modelo estimó en promedio un aumento marginal de dos plántulas ante incrementos en el FST de 2012 (Cuadro 5.6). El tratamiento de raleo y la diferencia de FST entre 2012 y 2011 no tuvieron efecto sobre la germinación de plántulas en 2014. La especie que germinó con mayor abundancia fue maqui, seguida de maitén y laura.

**Cuadro 5.6.** Parámetros estimados por el modelo generalizado con distribución Poisson realizado para evaluar el efecto del tratamiento de raleo (0, 25 y 50 % del área basal raleada), la diferencia de factor de sitio total (FST) 2012-2011 y el FST de 2012, sobre el número de plántulas germinadas en los bancos entre 2014 y 2012. Presento los valores de los coeficientes estimados, su error estándar, z-valor y p-valor. Los valores p menores a 0,1 (marginales) se encuentran resaltados en negrita.

	Coefficiente	Error estándar	z-valor	p-valor
Intercepto	-0,52	0,65	-0,81	0,417
Tratamiento 50 %	0,08	0,77	0,10	0,917
Tratamiento 25 %	-1,35	1,74	-0,77	0,437
FST 2012-2011	-1,47	0,92	-1,58	0,112
FST 2012	2,19	1,24	1,77	<b>0,076</b>

#### 5.3.4. Abundancia y riqueza de especies arbustivas

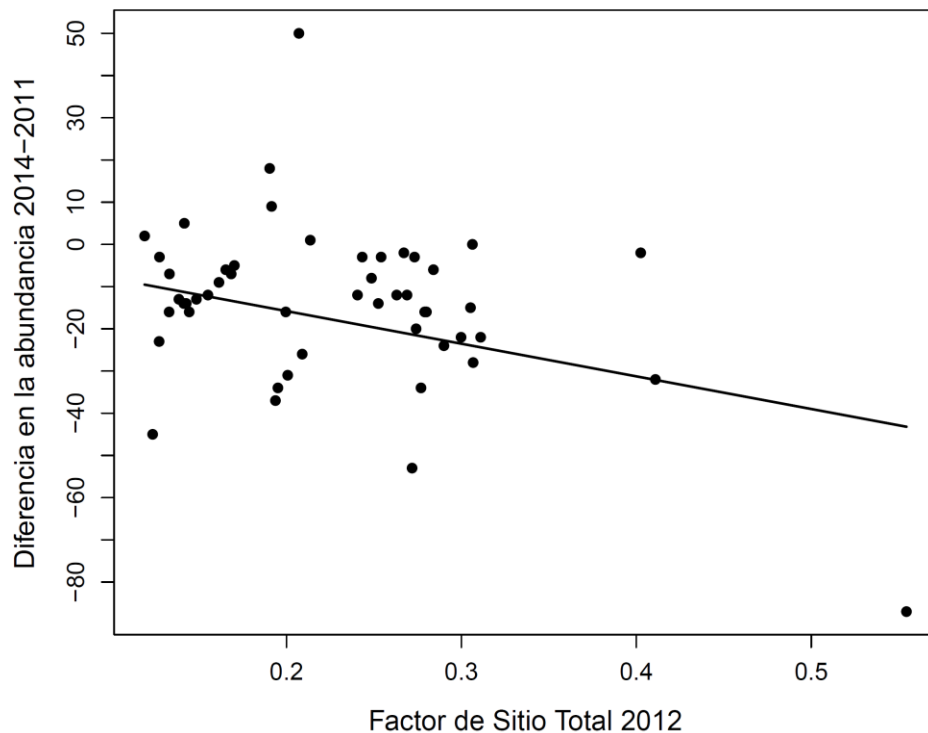
El tratamiento de raleo moderado disminuyó significativamente el número de especies arbustivas con respecto al tratamiento control (Cuadro 5.7 y Figura 5.3), mientras que el cambio en el FST entre 2012 y 2011 y el FST de 2012 no lo afectó. En el caso de la abundancia de arbustivas, el tratamiento de raleo intensivo lo aumentó marginalmente (Cuadro 5.8). Por otro lado, el incremento en el FST de 2012 disminuyó significativamente el número de individuos de arbustivas en 6,6 individuos en promedio (Cuadro 5.8 y Figura 5.4). La especie que contribuyeron con mayor importancia a la abundancia en 2011 (independientemente del tratamiento de raleo) fueron maitén arbusto, laura, maqui, maitén, calafate y michay (Figura 5.5). Las mismas continuaron siendo las dominantes en 2014, pero todas ellas (excepto por el michay que aumenta ligeramente) experimentaron una caída en la abundancia. La especie que más incrementó su abundancia fue la rosa mosqueta.



**Figura 5.3.** La diferencia en la riqueza (número de especies arbustivas) entre 2014 y 2011 fue menor significativamente bajo el tratamiento de raleo moderado (25 % área basal raleada) respecto al tratamiento control (0 % áreas basal raleada). Los tratamientos de raleo se representan por los colores blanco (0 % raleo), gris (25 % raleo) y negro (50 % raleo). La línea horizontal del gráfico de caja y bigotes representa la mediana, la caja es la distribución del 50 % de los datos (rango intercuartil), mientras que los bigotes representan  $\pm 1,5 * \text{el rango intercuartil}$ .

**Cuadro 5.7.** Parámetros estimados por el modelo generalizado con distribución Gaussian realizado para evaluar el efecto del tratamiento de raleo (0, 25 y 50 % del área basal raleada) y la diferencia en el factor de sitio total (FST) entre 2012 y 2011 y el FST de 2012 sobre la riqueza de especies arbustivas en 2014. Presento los valores de los coeficientes estimados, su error estándar, z-valor y p-valor. Los valores p menores a 0,05 se encuentran resaltados en negrita.

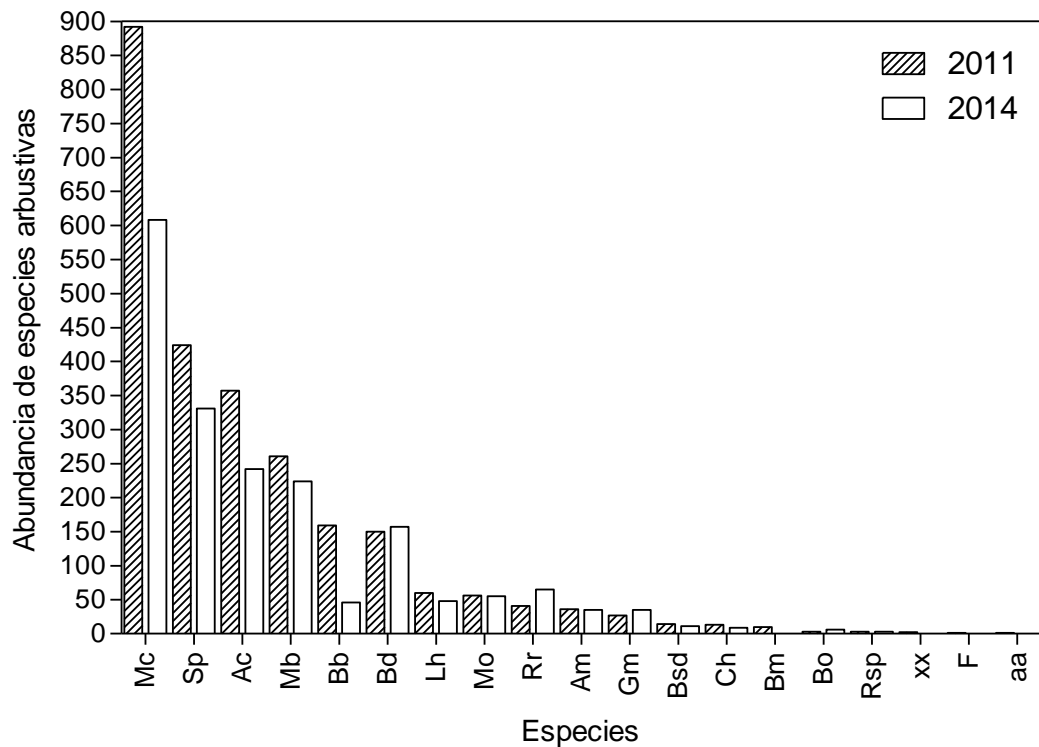
	Coeficiente	Error estándar	z-valor	p-valor
Intercepto	-0,02	0,29	-0,07	0,943
Tratamiento 50 %	0,36	0,53	0,67	0,504
Tratamiento 25 %	-1,45	0,52	-2,78	<b>0,007</b>
FST 2012-2011	0,09	0,24	0,37	0,713
FST 2012	0,22	0,23	0,94	0,353



**Figura 5.4.** La diferencia en la abundancia de arbustivas (número de individuos) entre 2014 y 2011 disminuyó debido a los incrementos en el Factor de Sitio Total (FST) de 2012. Los puntos son los datos observados y la recta es la estimada por el modelo lineal generalizado utilizado para analizar los datos.

**Cuadro 5.8.** Parámetros estimados por el modelo generalizado con distribución Gaussian realizado para evaluar el efecto del tratamiento de raleo (0, 25 y 50 % del área basal raleada) y la diferencia en el factor de sitio total (FST) entre 2012 y 2011 y el FST de 2012 en el número de individuos arbustivos en 2014. Presento los valores de los coeficientes estimados, su error estándar, z-valor y p-valor. Los valores p menores a 0,05 y marginales se encuentran resaltados en negrita.

	Coeficiente	Error estándar	z-valor	p-valor
Intercepto	-17,97	3,54	-5,07	< 0,001
Tratamiento 50 %	11,39	6,43	1,77	<b>0,083</b>
Tratamiento 25 %	5,03	6,33	0,79	0,430
FST 2012-2011	-3,59	2,91	-1,22	0,225
FST 2012	-6,63	2,81	-2,36	<b>0,022</b>



**Figura 5.5.** La abundancia por especie arbustiva (número de individuos) entre 2011 (rayado diagonal) y 2014 (liso blanco). *Maytenus chubutensis* (Mc), *Schinus patagonicus* (Sp), *Aristotelia chilensis* (Ac), *Maytenus boaria* (Mb), *Berberis buxifolia* (Bb), *Berberis darwini* (Bd), *Lomatia hirsuta* (Lh), *Myoschilos oblongum* (Mo), *Rosa rubiginosa* (Rr), *Azara microphylla* (Am), *Gaultheria mucronata* (Gm), *Berberis serratodentata* (Bsd), *Colletia hystrix* (Ch), *Baccharis magellanica* (Bm), *Baccharis obovata* (Bo), *Ribes sp.* (Rsp), especies no identificadas (xx, F y aa).

#### 5.4. Discusión

Los tratamientos de raleo no generaron un gradiente de disponibilidad de luz ya que solo el tratamiento de raleo moderado aumentó la diferencia de FST entre 2012 y 2011 y la disminuyó entre 2014 y 2011. Independientemente del tratamiento de raleo, la disponibilidad de luz en 2012 generó aumentos marginales en la germinación de los bancos de suelo y disminuyó la abundancia de individuos arbustivos en 2014. Por otro lado, el tratamiento de raleo moderado (independientemente del cambio en FST), disminuyó la riqueza de arbustivas en el sotobosque y aumentó el número de tallos secundarios de las plantas de laura. Además, el tratamiento de raleo intensivo aumentó marginalmente la abundancia de individuos arbustivos en el sotobosque en el 2014. Esto indica que si bien los tratamientos de raleo no modificaron la disponibilidad de luz de la manera esperada (más luz ante un raleo más fuerte), sí habrían modificado otros recursos que generaron alteraciones en el sotobosque. Por otro lado los resultados muestran que algunas características del sotobosque se ven afectadas por el FST en 2012 indicando que las plantas respondieron a la luz.

En esta tesis se realizó un experimento manipulativo mediante la extracción de individuos de ciprés con la intención de generar un gradiente de disponibilidad de luz. Sin embargo, los resultados indican que los tratamientos aplicados no generaron el



gradiente de luz esperado, ya que el tratamiento moderado incrementó la diferencia de FST pero el intensivo no. Esto podría explicarse, no excluyentemente, por las siguientes causas. Por un lado, el área basal raleada pudo no haber sido suficiente como para generar importantes cambios en FST, ya que se seleccionó a los individuos a ralear según su DAP para determinar con cuantos individuos se alcanzaba el área basal a ralear según el tratamiento, pero no se tuvo en cuenta su tamaño de copa. Es probable que si se seleccionaron varios individuos de diámetro pequeño (en vez de pocos de diámetro grande), sus copas seguramente también debían de ser pequeñas, por lo tanto si bien se alcanzó el área basal a ralear, el cambio en luz pudo no haber sido muy grande. Esto explicaría no solo el hecho que la diferencia en FST no fue suficiente como para generar importantes cambios en el sotobosque, sino también el hecho que el tratamiento moderado haya modificado significativamente el FST y el intensivo no. Por otro lado, los raleos no se mantuvieron en el tiempo, es decir que se permitió el crecimiento lateral de las copas, lo que puede ocurrir rápidamente luego de una intervención (Valverde y Silvertown 1997, Decocq et al. 2004). El crecimiento de copa pudo haber sido incluso más importante en especies que integraban las parcelas en menor densidad, como el coihue e individuos arbustivos adultos, contribuyendo a la disminución en el FST incluso menores a las previas al raleo. A pesar de que no obtuve los cambios esperados en luz, los tratamientos de raleo generaron alteraciones en el sotobosque, probablemente debido al aumento en la disponibilidad de otros recursos.

La disminución en la abundancia de individuos que forman parte del dosel dominante aumenta la disponibilidad de recursos como agua, nutrientes y espacio físico (Ford y Newbould 1977, Parsons et al. 1994, Bauhus 1996, Brown et al. 2005). Estos recursos pueden ser aprovechados por los individuos que no son removidos y pueden ser invertidos en crecimiento y reproducción. Esto podría explicar el aumento en el número de tallos secundarios en los individuos de laura en 2014 estimulado por el tratamiento de raleo moderado, ya que la diferencia de FST 2012-2011 no incrementó el número de tallos principales ni su elongación, así como no estimuló el rebrote de tallos secundarios. Esto muy probablemente se deba a que el cambio en FST generado por el raleo no fue suficiente para estimular significativamente el crecimiento de laura y/o que no transcurrió suficiente tiempo como para poder detectarlo. Por lo tanto, considero que no pude poner a prueba realmente la predicción 5.1 que incrementos en radiación aumentarán el largo (i.e. elongación) y el número de los tallos de las especies rebrotantes. Lo esperado hubiera sido detectar al menos un incremento significativo en el largo de los tallos, dado que es una respuesta usual de las plantas ante incrementos en luz, especialmente en heliófilas. Sin embargo, en el caso del rebrote es probable que sea estimulado en mayor medida cuando las plantas experimentan pérdida de biomasa aérea parcial o totalmente, como ha sido demostrado por efecto de herbivoría y la ocurrencia de incendios (Bellingham 2000, Pausas et al. 2004).

La capacidad de formar bancos de semillas en especies rebrotantes es variable según la especie o región: por ejemplo en la cuenca Mediterránea la mayoría de las rebrotantes no almacenan semillas en el suelo, mientras que en Australia esto es muy común (Pausas et al. 2004). En este trabajo, ninguno de los tratamientos de raleo ni la diferencia de FST 2012-2011 incrementó el número de plántulas germinadas en los bancos. Únicamente hubo un aumento marginal de la germinación en 2012 y 2014 asociado al FST de 2012. Nuevamente, esto puede deberse a que los cambios en FST derivados del raleo no fueron importantes y que el FST de 2012 tampoco fue fuerte, por lo que la predicción 5.2 no pudo ser realmente puesta a prueba y no se puede descartar. No obstante, es posible que este mecanismo no sea importante en las especies arbustivas

de los bosques andino-patagónicos. En este trabajo, las semillas que germinaron fueron principalmente de maqui y éstas podrían haber llegado por dispersión poco tiempo antes de colocar los bancos de suelo. Además, trabajos previos no han encontrado semillas de especies arbustivas en los bancos de suelo o las han encontrado en muy baja cantidad (Raffaele y Gobbi 1996, Damascos et al. 1999).

El aumento en el FST en 2012 redujo la abundancia de individuos arbustivos en el sotobosque en 2014 con respecto al año 2011. Durante los tres años de monitoreo posteriores al raleo se fueron detectando individuos arbustivos muertos en el sotobosque que podrían explicar esta caída en la abundancia. Sin embargo, no puede ser atribuido directamente al raleo ya que no hubo diferencias significativas entre los tratamientos con respecto a la abundancia de individuos, excepto por un aumento marginal en la abundancia en las parcelas de raleo intensivo. Por otro lado, algunos factores indirectos del raleo también podrían haber afectado la abundancia, como el daño físico a algunas plantas por la caída de árboles y el posible pisoteo y ramoneo circunstancial de los bueyes que ingresaron al sitio en escasas oportunidades para colectar los fustes de los cipreses raleados. Asimismo, si bien no se encontraron abundantes señales de pequeños herbívoros, en el sitio había liebres lo que podría haber contribuido con la disminución en la abundancia de algunas arbustivas. Respecto a la riqueza, el tratamiento moderado de raleo generó una reducción en el número de especies arbustivas en 2014, que si bien fue significativamente más bajo que en el tratamiento control, la reducción fue en promedio en una especie. En primera instancia, una disminución en la riqueza, al igual que la reducción en la abundancia de individuos, podría explicarse por un aumento en el proceso de exclusión competitiva debido al incremento en recursos, en este caso posiblemente agua y nutrientes, generado por la disminución en el número de individuos dominantes (Tilman 1984). Además, dado que no hubo aumentos significativos en el número de individuos germinados en los bancos, es coincidente con que no haya aumentos en la riqueza ni abundancia de especies arbustivas. Sin embargo, debido a que los sistemas boscosos se caracterizan por una dinámica más lenta en comparación a otras comunidades como las de especies anuales, con respecto a por ejemplo el recambio de especies y procesos demográficos, no es llamativo que no haya podido detectar cambios durante los años de muestreo que abarcaron mi doctorado. Por lo tanto, para diferenciar si la reducción en número de especies y la abundancia, al igual que el aumento marginal en la abundancia fue un error de muestreo o el inicio de cambios estructurales en la vegetación del sotobosque, habría que continuar el monitoreo durante un período de tiempo más largo.

En este trabajo pude detectar muy pocos cambios asociados al tratamiento de raleo y a los cambios en FST. Esto se podría deber principalmente a que el raleo se llevó a cabo teniendo en cuenta el área basal total a ralear y no el área basal individual de los árboles. Futuros estudios deberían extraer únicamente individuos dominantes que generalmente son los que tienen mayor tamaño de copa. Además, podría considerarse extraer un mayor número de individuos, dado que en este trabajo encontré que pequeños cambios en luz y/o en recursos del suelo derivados del raleo no generan grandes efectos. Al mismo tiempo, esto permitiría que el aumento en la cantidad de luz dure por más tiempo y permita la expresión de mayores respuestas en las plantas y evitaría que el dosel dominante se cierre rápidamente, como lo ocurrido en este trabajo. Por otro lado, sería adecuado evaluar el efecto del raleo en otras especies arbustivas ya que en este trabajo únicamente se trabajó con *Laurus*. El hecho de que el sotobosque requiera de cambios más drásticos para verse alterado tiene un aspecto positivo respecto a la posibilidad de hacer un manejo de los bosques ciprés, ya que se podrían efectuar

intervenciones manteniendo el sotobosque casi intacto. Por último, es muy probable que sistemas boscosos requieran de mayor cantidad de tiempo de monitoreo para poder detectar cambios asociados a disturbios, especialmente si éstos son de baja severidad.

Cuando la frecuencia de fuego es baja o en etapas post-fuego avanzadas, el ciprés termina dominando el sitio y conforma bosques densos. Sin embargo, frecuentemente se observa que las especies arbustivas, que son las que dominan los sitios ante altas frecuencias de fuego y en etapas tempranas, permanecen presentes en el sotobosque del cipresal. Este sistema funcionaría acorde al mecanismo de “florística inicial”, reteniendo en forma latente a especies que dominan en etapas iniciales post-disturbio (Egler 1954). Si bien se sabe que las especies arbustivas de esta región tienen órganos de reserva que les otorga persistencia y desde los cuales rebrotan luego de ocurrido un disturbio (Veblen et al. 2003), en este trabajo no pude demostrar que éste sea un mecanismo que permanece activo en situaciones en que el dosel dominante de especies arbóreas se encuentra en alta densidad. Sería importante indagar más acerca de los mecanismos que permiten la persistencia de las especies arbustivas para contribuir a la comprensión de la dinámica sucesional post-fuego.

## **CAPITULO VI**

### **Discusión general y conclusiones**

## 6.1. Integración y discusión de los principales resultados

A través de los diversos aspectos cubiertos y aproximaciones utilizadas en esta tesis logré validar y en algunos casos parametrizar el modelo conceptual propuesto para la dinámica sucesional entre comunidades de distinta historia de vida en paisajes propensos al fuego (Figura 1.2). Enfocándome en los principales procesos que ocurren en las distintas etapas de la sucesión post-fuego, entre una especie arbórea de reproducción obligada por semilla y especies arbustivas rebrotantes, pude profundizar en el estudio de distintos tipos de persistencia a disturbios. Este enfoque contribuyó a mejorar la comprensión de la dinámica sucesional de largo plazo en paisajes propensos al fuego. Además, abordar este estudio desde un enfoque de historias de vida de comunidades vegetales me permitió determinar la importancia de sus mecanismos de persistencia en la capacidad de recuperación del paisaje.

La historia de vida de las especies determina su mecanismo de persistencia. Las especies arbóreas de reproducción obligada por semilla dependen frecuentemente de factores externos de carácter determinístico para sobrevivir al fuego como los refugios. Los resultados obtenidos en el capítulo II de esta tesis apoyan la hipótesis 2.1, que los remanentes de ciprés se originan en sitios particulares del paisaje (refugios de fuego), que se diferencian de la matriz circundante en sus atributos biofísicos y funcionales. El enfoque del estudio de refugios desde un punto de vista funcional es uno de los aspectos más originales de la tesis, ya que no encontré trabajos que hayan estudiado puntualmente cómo los refugios ejercen protección y otorgan persistencia a especies sensibles al fuego, ni cómo funcionan como fuentes de dispersión luego del disturbio. Particularmente, estudiar la funcionalidad de los refugios de fuego es clave para entender la capacidad de recuperación en paisajes propensos al fuego. En esta tesis pude determinar que los atributos biofísicos de los refugios de fuego son probablemente la clave de su funcionamiento. Las condiciones de alta cobertura de roca y posiciones topográficas elevadas explicarían su baja cobertura de vegetación y alta proporción de suelo desnudo (Figura 2.2). Esta baja disponibilidad de material combustible permite que durante un incendio, el fuego no tienda a propagarse por estos sitios o lo haga con menor severidad, aumentando la probabilidad de supervivencia de los árboles. Si bien no encontré evidencia estadística de que una mayor cobertura de roca aumente la probabilidad de supervivencia al fuego, sí encontré que posiciones elevadas en el paisaje y laderas orientadas al Este la incrementan (Figura 2.7).

Otro de los resultados importantes del capítulo II es que los cipreses establecidos en los refugios mostraron tasas de crecimiento mayores a cipreses de la misma edad creciendo en la matriz (Figura 2.3 y 2.4). Esto, en primera instancia parece un resultado contra-intuitivo teniendo en cuenta las condiciones xéricas de estos sitios. Sin embargo, cipreses creciendo de manera adyacente al roquerío, además de estar protegidos del fuego por la roca, podrían estar recibiendo agua y nutrientes provenientes de escurrimiento, lo que permitiría mayor crecimiento. Además, las condiciones xéricas del refugio permiten una baja cobertura de vegetación y por ende, menor establecimiento de cipreses (al menos en los primeros años post-fuego), lo que disminuye los procesos de competencia, aumentando la disponibilidad de recursos para los árboles que logran establecerse. Otro de los resultados interesantes es la detección de sensibilidad a la sequía en los cipreses creciendo en los refugios, algo que se asocia a lo encontrado en trabajos previos sobre mortalidad de ciprés en roqueríos durante años secos (Villalba y Veblen 1998). Los árboles establecidos en refugios disminuyeron sensiblemente su tasa de crecimiento durante años secos, algo que no ocurrió en árboles de la matriz. Si bien

luego del decaimiento en el crecimiento en años secos, el ciprés retoma su tasa de crecimiento a niveles normales en los años de clima favorable, sequías más frecuentes y fuertes podrían debilitar su capacidad de reducir los riesgos nocivos de la sequía, como ha sido demostrado que ocurre a través del cierre estomático temprano (Gyenge et al. 2007). En la Figura 2.5 se puede observar como el último evento de sequía registrado en las series de crecimiento, generó la mayor reducción en el crecimiento comparado a los eventos anteriores, de los cuales algunos incluso fueron más fuertes. Esto refuerza la idea de la existencia de una relación de compromiso en la funcionalidad de los refugios que está fuertemente asociada a las condiciones climáticas: los mismos atributos que permiten la supervivencia al fuego y un mayor crecimiento durante años de clima favorable, en años con condiciones climáticas sub-óptimas (e.g. sequía) disminuyen dramáticamente el crecimiento, poniendo en juego la supervivencia de los cipreses. Esto indica que existe una fuerte asociación entre su modo de funcionamiento y el clima, algo que hasta ahora no ha sido considerado en la literatura global. Es decir que la capacidad o efectividad de los refugios en otorgar protección y persistencia es dependiente de la variabilidad climática.

Otro de los enfoques originales de esta tesis es abordar a los refugios como un mecanismo de persistencia *per se* de las especies sensibles al fuego que se reproducen de manera obligada por semilla. Por ejemplo, Pausas et al. (2004) diferencian, dentro de las especies que se reproducen de manera obligada por semilla, entre especies que persisten al fuego en estado de semilla y especies que directamente no persisten al fuego. Siguiendo esta definición, parecería que hay especies que no tienen la capacidad de persistir y esto podría implicar su extinción ante el incremento en la severidad de los disturbios naturales. Por lo tanto, considero que pese a que no sea una característica individual, como el rebrote o la formación de bancos de semillas en el suelo, la capacidad de persistir al fuego dado por condiciones externas al individuo (i.e. refugios), debería tenerse en cuenta como un mecanismo de persistencia propiamente dicho.

La función de los refugios, no solo es importante como entidades que permiten la supervivencia al fuego si no también como fuentes de dispersión y núcleos de expansión post-fuego (capítulo III). La mayor probabilidad de supervivencia al fuego y las altas tasas de crecimiento en refugios podrían permitir gran producción de semillas de los individuos femeninos de ciprés, lo que implicaría que los refugios tengan un importante potencial de dispersión. Usando un método de modelado inverso pude determinar que el kernel de dispersión de ciprés es de “cola gorda”. A diferencia de lo que usualmente se considera para el ciprés (Gobbi y Sancholuz 1992, Kitzberger 1994, Kitzberger y Veblen 1999, Rovere et al. 2005, Rovere y Fritz 2006), las semillas de esta especie tienen capacidad de dispersión a largas distancias (Figura 3.6). Particularmente, las estimaciones indican una probabilidad del 1% de dispersarse a más de 425 metros de las plantas madre ubicadas en los refugios. Esto tiene implicancias directas en su capacidad de expansión, ya que resultados teóricos muestran que kernels de estas características resultan en expansiones rápidas y que se aceleran con el tiempo. Este es un hallazgo de gran importancia regional, dado que es el primer trabajo que estima distancias de dispersión de esta magnitud, para una de las especies arbóreas más importantes de la región, contribuyendo directamente a la comprensión de la dinámica de bosques y procesos sucesionales post-fuego. Además, este resultado concuerda con evidencia palinológica que indica que el ciprés se habría movido a gran velocidad durante el Holoceno (Souto et al. 2015).

En el capítulo III, además encontré que la protección de especies arbustivas y la presencia de detritos grandes en el suelo (Figura 3.4e) favorece la probabilidad de establecimiento de renuevos, sugiriendo la existencia de un mecanismo de facilitación en los primeros años post-fuego. La facilitación por arbustos en el establecimiento del ciprés coincide ampliamente con la literatura de la región (Gobbi y Schlichter 1998, Raffaele y Veblen 1998, Kitzberger et al. 2000, Letourneau et al. 2004, Nuñez et al. 2009). Sin embargo, también encontré que la presencia de detritos grandes como cortezas y residuos post-fuego, tienen mayor importancia en el establecimiento de plántulas de ciprés, probablemente debido a que en sitios recientemente quemados donde el matorral recién está rebrotando, los residuos que son de mayor tamaño funcionarían a la vez como sustrato y protección para las plántulas. En este sentido, la existencia de refugios de ciprés (capítulo II), la estimación de grandes distancias de dispersión desde las plantas madre que sobrevivieron en estos sitios y los mecanismos de facilitación que aumentan la probabilidad de establecimiento de las plántulas en los primeros años post-fuego (capítulo III) podrían explicar la rápida expansión de los bosques de ciprés a inicios de siglo XX, luego del período de grandes incendios.

A pesar de que las condiciones están dadas para una rápida expansión, en el capítulo IV encontré que la presencia de rebrotantes suprime el crecimiento del ciprés, luego de establecido y que este período se prolonga por al menos 15 años (Figura 4.1a). Es decir que la presencia de matorral si bien en los primeros años post-fuego es favorable para el ciprés ya que aumenta la probabilidad de establecimiento (Figura 3.4 a, d, e), la interacción entre cipreses y rebrotantes se transforma luego en competencia, lo que podría terminar retardando el avance del bosque. Al menos en mi sitio de estudio, encontré que recién luego de aproximadamente 60 años desde su establecimiento, el ciprés lograría superar el dosel arbustivo y liberarse de la competencia (Figura 4.1a). Posteriormente, en el momento en que el ciprés supera el dosel arbustivo y aumenta su crecimiento, coincide con una disminución de la tasa de crecimiento de las rebrotantes (Figura 4.2b), lo que sería producto de un efecto supresivo del ciprés en primera instancia y además del envejecimiento de los arbustos (Veblen y Lorenz 1987, 1988). Este es otro de los aspectos originales de la tesis, ya que el estudio de las interacciones entre especies en el tiempo ha recibido poca atención, principalmente por la complejidad de abordar estudios de largo plazo, especialmente en comunidades de dinámica lenta como son los ecosistemas boscosos. Este estudio retrospectivo me permitió además revelar que, pese a que la interacción dominante entre ciprés (una vez establecido) y rebrotantes es de competencia a lo largo del tiempo desde el fuego, al mismo tiempo la interacción resulta por momentos benéfica. Tanto el ciprés como las rebrotantes creciendo conjuntamente mostraron un crecimiento menos dependiente de las condiciones climáticas con respecto a los individuos que crecían aislados (Figuras 4.5 y 4.6). En este sentido la compleja interacción entre ciprés y arbustos podría ser clave no solo en el proceso de expansión del bosque si no en la persistencia de ambos tipos de historia de vida frente a la variabilidad climática.

En etapas avanzadas de una sucesión post-fuego, en los casos que el ciprés domina el estrato superior (capítulo V), es frecuente la presencia en el sotobosque de individuos arbustivos rebrotantes con parte de su biomasa aérea muerta, lo que ha llevado a pensar que el bosque los termina eliminando (Veblen y Lorenz 1987, Nuñez et al. 2009). Sin embargo, también se pueden encontrar individuos arbustivos de pequeño porte persistiendo en el sotobosque de los cipresales. Particularmente con el trabajo realizado para mi tesis, al no lograrse las condiciones esperadas de cambio en luz a partir del raleo no pude poner a prueba la hipótesis 5.1 que las especies arbustivas

rebrotantes persisten en el sotobosque de cipresales densos por un mecanismo de tolerancia a la competencia por luz, mediante el cual priorizan el destino de los recursos hacia los órganos de reserva sub-superficiales. Sin embargo encontré que incrementos en luz generaron un aumento marginal de plántulas en los bancos de suelo, indicando como postulado en la hipótesis 5.2 que este podría ser uno de los mecanismos de persistencia de arbustivas, si bien es considerado despreciable o nulo en la región (Raffaele y Gobbi 1996, Damascos et al. 1999). En este sentido, sería muy importante realizar nuevos estudios para profundizar en los mecanismos que ocurren en esta última etapa del ciclo sucesional post-fuego entre ciprés y las especies arbustivas. Es probable que aumentos en luz más importantes podrían estimular el crecimiento de los individuos arbustivos del sotobosque, mientras que un disturbio que remueva parte de la biomasa aérea de los individuos, como la herbivoría o la ocurrencia de un incendio, podrían estimular su rebrote (Bellingham 2000, Pausas et al. 2004).

## **6.2. Implicancias de los resultados y nuevos interrogantes**

El fuego es un disturbio intrínseco de las comunidades vegetales del noroeste de la Patagonia (Veblen et al. 1999, Whitlock et al. 2006). Durante fines del siglo XIX los incendios ocurrieron con mayor frecuencia y extensión asociado al período de colonización europea (Veblen et al. 2003). Esto afectó gran parte de la distribución de los bosques en tal magnitud que a principios de siglo XX no se divisaban remanentes de bosque sobreviviente al fuego en las áreas afectadas (Willis 1914). Por ello, resulta paradójica la gran expansión de bosques registrada en los últimos 100 años (Gowda et al. 2012). En base a lo encontrado en esta tesis, muy probablemente los abundantes pequeños remanentes de bosque asociados a roqueríos dispersos en el paisaje son los que expliquen la rápida expansión y la gran superficie de bosque que componen hoy las áreas quemadas durante el período de colonización. En contraposición a este patrón temporal existen importantes áreas en el noroeste de la Patagonia que luego de más de 100 años después de haber sido afectadas por los grandes incendios de fines de siglo XIX, permanecen dominadas por matorral sin que se haya producido un reemplazo sucesional por arbóreas (Veblen y Lorenz 1988, Kitzberger y Veblen 1997). Una explicación plausible es que se trate de áreas con suelos no aptos para el establecimiento del ciprés, como suelos con mal drenaje y que por lo tanto conservan mucha humedad. También es posible que estos matorrales no sucesionales se hallen en fondos de valle donde las heladas afectan negativamente el establecimiento del ciprés. O simplemente podría tratarse de un sitio que se quema con mayor frecuencia y no permite la regeneración del ciprés en el matorral (Veblen y Lorenz 1988). Sin embargo, otra alternativa igualmente posible, derivada de los resultados de esta tesis, es que en estas áreas la baja o nula densidad de refugios haya generado la extinción local de ciprés por fuegos repetidos, impidiendo la recolonización. Esto ocurre en situaciones donde la topografía es homogénea, es decir que carece de rugosidades como los roqueríos, entonces al ocurrir un incendio el fuego tiene un comportamiento relativamente homogéneo y quema el área con similar severidad. La supervivencia de remanentes de vegetación en estas condiciones podría ocurrir, aunque por cuestiones estocásticas más que determinísticas.

La densidad y distribución espacial de refugios también influye sobre la tasa de expansión post-fuego del bosque. Si la cantidad de refugios es muy baja, la expansión podría llegar a ser casi imperceptible. Probablemente áreas con mayor densidad de refugios en el paisaje permitan una expansión más rápida de la especie, ya que no solo aumenta su probabilidad de supervivencia si no también el número de fuentes de



semillas post-fuego. Además, la distribución de los refugios puede ser clave. Es decir, refugios muy juntos entre sí acumulados en una porción del área podrían permitir una expansión menos efectiva que la distribución de refugios de manera dispersa en el paisaje. Modelos de simulación podrían ayudar a comprender el efecto de la disposición espacial de refugios sobre la persistencia y expansión de especies sensibles y de dispersión obligada por semilla en paisajes propensos al fuego (Bradstock et al. 1996).

En esta tesis me focalicé en el área de precipitaciones intermedias de la distribución del ciprés, sin embargo esta especie se distribuye a través de un marcado gradiente de precipitaciones que genera condiciones muy contrastantes. Mientras que la especie forma bosques puros en la zona de precipitaciones intermedias, también se pueden encontrar individuos dispersos en bosques de coihue en la zona de 2000 mm anuales y formando bosques abiertos en la estepa (Pastorino et al. 2015). En general, el ciprés se encuentra creciendo en donde la especie dominante del lugar no tiene la capacidad de establecerse exitosamente, como los roqueríos (Pastorino et al. 2015). Su presencia en gran parte del gradiente de precipitaciones y su capacidad de establecerse en sitios donde para otras especies no es posible, podría ser explicado por su capacidad de reducir el riesgo nocivo de la sequía (Gyenge et al. 2007). A lo largo de dicho gradiente el fuego también está presente: en el extremo húmedo como incendios de gran severidad durante años extremadamente secos, mientras que en el extremo seco como incendios repetidos y de menor severidad. Por lo tanto, cabe preguntarse si los mecanismos de persistencia regional encontrados en esta tesis son trasladables a ambos extremos del gradiente y si el modelo de dinámica sucesional propuesto funcionaría de una manera distinta según en qué rango del gradiente de precipitación se desarrolle y qué especies dominen la matriz.

En el extremo seco del gradiente el ciprés claramente muestra el patrón de desarrollarse sobre refugios rocosos como una respuesta a incendios repetidos que datan del período de dominación indígena (pre 1880, Veblen y Lorenz 1987). En este ambiente la expansión podría verse enlentecida por las condiciones xéricas predominantes, pero no se vería inhibida por interacciones de competencia con las especies en la matriz. Principalmente esto no ocurriría porque la vegetación en la matriz de estepa es de baja altura, por lo que el ciprés la supera en pocos años siendo el período de competencia muy corto o incluso nulo en los casos de arbustos extremadamente bajos (Kitzberger et al. 2000). En el ambiente estepario la interacción que pasaría a ser más importante y determinante en la dinámica sucesional es la facilitación en el establecimiento de las plántulas de ciprés, dado por las condiciones extremas de alta radiación y baja humedad (Kitzberger et al. 2000). Esto coincide con lo ya ampliamente documentado que ante condiciones de stress las interacciones entre especies son mayormente facilitativas, mientras que en sitios más productivos y menos estresantes la competencia es la interacción dominante (Bertness y Callaway 1994).

Por el contrario, en las zonas más húmedas del gradiente donde todavía hay ciprés, la matriz es dominada por coihue. Esta especie arbórea es de reproducción obligada por semilla, sin embargo no tiene la capacidad de crecer en roqueríos como el ciprés, por lo tanto la supervivencia al fuego podría depender mayormente de factores estocásticos o de refugios de otro tipo como costas de lagos y ríos. Estos serían refugios húmedos, donde como la humedad es extrema, el fuego podría pasar por allí con menor severidad permitiendo la supervivencia de algunos individuos. La capacidad de expansión del coihue es más rápida que la del ciprés, ya que produce una mayor cantidad de semillas y la tasa de crecimiento es más rápida, además al depender en

menor medida de otras especies para su establecimiento, rápidamente conforma rodales monoespecíficos. El ciprés por otro lado, en esta zona húmeda del gradiente crece en los lugares donde el coihue es peor competidor o donde no puede establecerse, como laderas expuestas y roqueríos (Pastorino et al. 2015). Ante la ocurrencia de un fuego el ciprés tiene probabilidad de sobrevivir en los roqueríos como en las demás partes del gradiente, es decir por la alta relación roca/vegetación. Sin embargo, no tiene la capacidad de expandirse como en la zona de precipitaciones intermedias, ya que como el coihue domina rápidamente la matriz y alcanza una altura importante en relativamente poco tiempo luego del fuego, el ciprés termina siendo subdominante en el dosel. Los procesos de competencia aquí son extremos y el ciprés crece de manera suprimida durante toda la sucesión post-fuego, incluso quedando retraído principalmente cerca de los roqueríos sin lograr expandirse. En este sentido, es importante preguntarse cómo cambiaría la dinámica de interacciones y por ende el proceso sucesional ante el futuro escenario climático. ¿Cómo cambiaría el ciclo sucesional post-fuego entre ciprés-coihue en la zona húmeda, ciprés-matorral en la zona sub-húmeda y ciprés-matorral en la estepa?, ¿cómo cambiaría la dinámica de interacciones en las distintas partes del gradiente?, ¿seguiría siendo el ciprés una especie buena colonizadora?, las proyecciones de aumento en las temperaturas y disminución en las precipitaciones ¿convertirían al ciprés en la especie arbórea dominante en la región?.

### **6.3. Implicancias y nuevos interrogantes en el contexto del cambio climático**

Dado que los factores que le confieren a los refugios la capacidad de brindar persistencia son mayormente determinísticos (y principalmente físicos), sería lógico pensar que los refugios podrían mantener su función de otorgar persistencia indefinidamente pese al futuro cambio en las condiciones climáticas (Mackey 2012). Sin embargo, los resultados obtenidos en esta tesis indican que esta no sería una afirmación muy acertada. Proyecciones de cambio climático indican que los eventos de sequía van a ser más frecuentes y fuertes, lo que implica un aumento en la severidad del fuego y de la extensión del área de afectación en las regiones propensas al fuego, incluyendo el noroeste de la Patagonia (IPCC 2014) al igual que un aumento en la mortalidad de árboles asociado a sequía (Allen et al. 2010). Condiciones de extremadamente baja humedad de combustible podría generar que el fuego se propague incluso con alta severidad en los refugios, pese a su baja cobertura de vegetación, lo que podría disminuir la probabilidad de supervivencia en estos sitios. Alternativamente, condiciones climáticas muy secas podrían disminuir aún más la cobertura de vegetación, convirtiéndose en sitios menos combustibles. Sin embargo, estas condiciones de sequía también podrían afectar negativamente a las especies sensibles al fuego. En esta tesis pude determinar que durante años secos, los cipreses creciendo en los refugios son más vulnerables. Si estos eventos se convertirían en más frecuentes y severos podría ocasionar eventos de mortalidad, como ya fue documentado para ciprés asociado a sequías excepcionales durante primavera y verano en sitios predominantemente rocosos como los refugios (Villalba y Veblen 1998). Esto sugiere que los refugios de fuego no serían al mismo tiempo efectivos refugios para la sequía, por lo tanto la idea de que un sitio pueda mantener su normal funcionamiento durante el escenario climático futuro deja de ser razonable. Asimismo, la idea de que un sitio pueda funcionar como refugio frente a distintos tipos de disturbio también carece de realismo. Esto implica un desafío para la conservación, ya que por un lado esfuerzos focalizados en la preservación de sitios que protejan a especies del fuego, podrían no asegurar su supervivencia ya que igualmente podría ocurrir su mortalidad asociada a sequías. Esto evidencia que de ser necesario idear prácticas de conservación de refugios, deberían tener en cuenta el tipo

de disturbio más frecuente en el área. En este sentido, uno podría preguntarse ¿son los refugios encontrados en esta tesis el único tipo de estructuras determinísticas que confieren persistencia a especies que se reproducen de manera obligada por semilla o por el contrario, existen otro tipo de refugios?.

Si el incremento en la severidad del fuego y/o la sequía aumentaran la probabilidad de mortalidad en refugios, la persistencia de especies que se reproducen de manera obligada por semilla se vería afectada negativamente. Esto ocurriría principalmente por verse disminuido su potencial de dispersión luego del fuego, no solo por una baja producción de semillas asociada a años secos, si no por una reducción en el número de plantas madre debido a un aumento de la mortalidad. Esto podría tener implicancias en la dinámica de interacciones de las especies con distinta historia de vida en el paisaje, ya que afectaría negativamente la expansión de las que se reproducen de manera obligada por semilla. Por lo tanto habría menor densidad de las mismas en el paisaje y no lograrían suprimir a las rebrotantes. De este modo, el reemplazo sucesional no ocurriría y las rebrotantes dominarían el paisaje. Las especies rebrotantes son de tipo pirófilo, dado que acumulan gran cantidad de biomasa viva y muerta en poco tiempo, por lo tanto los paisajes dominados por rebrotantes se caracterizarían por una gran inflamabilidad. En este sentido, el paisaje sería más propenso al fuego, lo que posibilitaría una mayor frecuencia de este disturbio, generando ciclos de retroalimentación positiva entre el fuego y la vegetación (Pausas 2015, Paritsis et al. 2015). De esta manera, el ciclo sucesional entre especies de reproducción obligada por semilla y rebrotantes sería más corto, lo que podría ocasionar un desplazamiento de las primeras y la dominancia de las rebrotantes. Sin embargo, un interrogante que surge de este tema es que si los fuegos aumentan en severidad asociado a años más secos, ¿podría ocurrir que los órganos sub-superficiales de las especies arbustivas se vean afectados negativamente perjudicando o eliminando su capacidad de rebrote?; en este escenario ¿especies con qué tipo de historia de vida se verían más beneficiadas para recolonizar el sitio?, ¿qué mecanismo de recolonización sería más eficiente?, ¿podría establecerse otro tipo de vegetación de distinta historia de vida?.

#### **6.4. Futuros estudios**

Dado que la variabilidad climática afecta directamente el funcionamiento de los refugios, una de las líneas de trabajo prioritarias en este tema debería ser evaluar la capacidad de resiliencia de los refugios a esta variabilidad. Una manera de llevar a cabo esto sería aprovechar gradientes climáticos naturales que representen parcialmente las condiciones climáticas futuras, como los gradientes de precipitación, y comparar los atributos de refugios y de las especies creciendo en ellos y evaluar su funcionamiento bajo condiciones climáticas más extremas. Otro trabajo que sería muy útil, dado el esperado aumento en la severidad de eventos de sequía, es el estudio de distintos tipos de refugios de fuego. Probablemente, sitios más húmedos que la matriz circundante, como cursos de ríos, arroyos o costas de lagos y zonas predominantemente sombrías y frías como pequeños valles entre montañas, también podrían funcionar como refugios. Aún más, en escenarios de condiciones más secas, estos sitios probablemente sigan siendo más húmedos que la matriz circundante, dada su cercanía a cursos o espejos de agua. Sin embargo, estos sitios probablemente no sean óptimos refugios para el ciprés ya que esta especie arbórea suele ser afectada por el proceso llamado “Mal del ciprés” en suelos con alta humedad (La Manna et al. 2008). En cambio si serían óptimos refugios para *N. dombeyi*. Por otro lado, independientemente del tipo de refugio, sería muy útil evaluar si los refugios además de proteger especies sensibles al fuego (o quizás

justamente por esto), son refugios de biodiversidad. Podría ocurrir que en estos sitios de condiciones particulares, alberguen especies que no se encuentran en la matriz circundante, incluso especies endémicas y no solo especies vegetales, sino también de fauna, lo que aumentaría el valor de conservación de estos sitios, su consideración en planes de manejo y la preocupación por aumentar el estudio de su funcionamiento.

Otro de los temas que deberían ser priorizados es el estudio de la dispersión de semillas por viento de las especies arbóreas. Principalmente en la región del noroeste de la Patagonia no existen estudios acerca de este proceso indispensable para la reproducción, regeneración y expansión de los bosques. Se desconoce con precisión la distancia de dispersión de sus semillas y particularmente la existencia de eventos de larga dispersión, que son los que permiten un avance del bosque más rápido. Partiendo del hecho que se desconocen detalles de este mecanismo de reproducción y persistencia de las especies arbóreas en condiciones “normales”, menos aún se sabe cómo el cambio climático podría afectar este proceso, particularmente respecto a su potencial de dispersión, las tasas de recolonización y expansión post-fuego y su rango de distribución. Asimismo, sería interesante evaluar la distancia de dispersión y probabilidad de establecimiento en distintos estadios sucesionales post-fuego, ya que la estructura de la vegetación es distinta en cada uno (densidad, número de estratos, altura, etc.) lo que afecta directamente tanto el movimiento de la semilla, su capacidad de penetración entre la vegetación y las condiciones de micrositio para el establecimiento. Considero que el estudio de estos procesos es clave para aumentar la comprensión de la dinámica de los bosques patagónicos y los procesos sucesionales post-fuego.

### **6.5. Algunas alternativas de manejo del modelo de dinámica sucesional**

Dado que sequías más fuertes implican un incremento en la severidad del fuego y que esto a su vez podría disminuir la efectividad de protección de los refugios, se podrían efectuar prácticas de manejo para disminuir la combustibilidad del área circundante. Si bien los refugios son sitios que se caracterizan por una baja relación roca/vegetación, se encuentran inmersos en una matriz de abundante vegetación y muchas veces extremadamente inflamable como es el caso de una matriz de matorral. Prácticas orientadas a la disminución de la densidad de vegetación y a la reducción de la continuidad de estratos verticales en la matriz y particularmente en el área inmediatamente circundante a los refugios, disminuiría la probabilidad de propagación del fuego hacia los mismos. Al mismo tiempo, esto permitiría que los renuevos de ciprés ya establecidos en la matriz, reciban mayor radiación y puedan superar más rápidamente a la vegetación dominante, lo que disminuiría el período de competencia entre el ciprés y la vegetación en la matriz. De este modo, la expansión del bosque se vería enlentecida en menor medida, permitiendo al mismo tiempo que el paisaje adquiriera una menor inflamabilidad.

## BIBLIOGRAFÍA

- Aguiar, M.R., Sala, O.E. 1994. Competition, facilitation, seed distribution and the origin of patches in a Patagonian steppe. *Oikos*, 70: 26-34.
- Allen, C.D., Macalady, A.K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., et al. 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management*, 259(4) : 660-684.
- Awada, T., Henebry, G.M., Redmann, R.E., Sulistiyowati, H. 2004. *Picea glauca* dynamics and spatial pattern of seedlings regeneration along a chronosequence in the mixedwood section of the boreal forest. *Annals of Forest Science*, 61(8): 789-794.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., Walker, S. 2014. lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4. R package version 1.1-7.
- Bauhus, J. 1996. C and N mineralization in an acid forest soil along a gap-stand gradient. *Soil Biology and Biochemistry*, 28: 923-932.
- Beaumont, M.A. 2010. Approximate Bayesian computation in evolution and ecology. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 41: 379-406.
- Bellingham, P.J., Sparrow, A.D. 2000. Resprouting as a life history strategy in woody plant communities. *Oikos*, 89(2): 409-416.
- Bengtsson, J., Angelstam, P., Elmqvist, T., Emanuelsson, U., Folke, C. et al. 2003. Reserves, resilience and dynamic landscapes. *Ambio*, 32(6): 389-396.
- Bennett, K.D., Provan, J. 2008. What do we mean by 'refugia'?. *Quaternary Science Reviews*, 27(27): 2449-2455.
- Bertness, M.D. Callaway, R. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology & Evolution*, 9(5): 191-193.
- Bessie, W.C., Johnson, E.A. 1995. The relative importance of fuels and weather on fire behavior in subalpine forests. *Ecology*, 76: 747-762.
- Biondi, F., Qeadan, F. 2008. A theory-driven approach to tree-ring standardization: defining the biological trend from expected basal area increment. *Tree-Ring Research*, 64(2): 81-96.
- Bond, W.J., Midgley, J.J. 2001. Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. *Trends in ecology y evolution*, 16(1): 45-51.
- Bond, W.J., Keeley, J.E., 2005. Fire as a global 'herbivore': the ecology and evolution of flammable ecosystems. *Trends in ecology y evolution*, 20(7): 387-394.
- Bradstock, R.A., Bedward, M., Scott, J., Keith, D.A. 1996. Simulation of the effect of spatial and temporal variation in fire regimes on the population viability of a *Banksia* species. *Conservation Biology*, 10(3): 776-784.
- Bran, D., Ayesa, J., López, C., Sbriller, D. 1996. Evaluación del área afectada por el incendio de enero de 1996 en Co. Catedral. INTA EEA Bariloche, Laboratorio de Teledetección Aplicada.
- Bravo, S.P., Cueto, V.R., Amico, G.C. 2015. Do animal-plant interactions influence the spatial distribution of *Aristotelia chilensis* shrubs in temperate forests of southern South America?. *Plant Ecology*, 216(3): 383-394.
- Bríón, C., Grigera, D., Rosso, P. 1993. The reproduction of *A. chilensis* (D. Don) Florin et Boutleje. *CR Acad. Sci. Paris*, 316: 721-724.
- Brooker, R.W., Maestre, F.T., Callaway, R.M., Lortie, C.L., Cavieres, L.A., Kunstler, G., Liancourt, P., Tielbörger, K., Travis, J.M.J., Anthelme, F., Armas, C., Coll, L., Corcket, E., Delzon, S., Forey, E., Kikvidze, Z., Olofsson, J., Pugnaire, F., Quiroz, C.L., Saccone, P., Schiffer, K., Seifan, M., Touzard, B., Michalet, R. 2008.

- Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of Ecology*, 96(1): 18-34.
- Brown, A.E., Zhang, L., McMahon, T.A., Western, A.W., Vertessy, R.A. 2005. A review of paired catchment studies for determining changes in water yield resulting from alterations in vegetation. *Journal of hydrology*, 310(1): 28-61.
- Büdel, B., Becker, U., Follmann, G., Sterflinger, K. 2000. Algae, fungi, and lichens on inselbergs. Pp. 69-90 en Porembski, S. y Barthlott, W. (eds.) *Inselbergs: biotic diversity of isolated rock outcrops in tropical and temperate regions*. Springer Berlin Heidelberg.
- Bunn, A.G. 2008. A dendrochronology program library in R (dplR). *Dendrochronologia*, 26(2): 115-124.
- Bunn, A.G., Jansma, E., Korpela, M., Westfall, R.D., Baldwin, J. 2013. Using simulations and data to evaluate mean sensitivity ( $\zeta$ ) as a useful statistic in dendrochronology. *Dendrochronologia*, 31(3): 250-254.
- Burns, B.R. 1993. Fire-induced dynamics of *Araucaria araucana*-*Nothofagus antarctica* forest in the southern Andes. *Journal of Biogeography*, 20(6): 669-685.
- Caldwell, M.M., Richards, J.H. 1989. Hydraulic lift: water efflux from upper roots improves effectiveness of water uptake by deep roots. *Oecologia*, 79(1): 1-5.
- Callaway, R.M., Walker, L.R. 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*, 78(7): 1958-1965.
- Callaway, R.M. 1998. Competition and facilitation on elevation gradients in subalpine forests of the northern Rocky Mountains, USA. *Oikos*, 82(3): 561-573.
- Callaway, R.M. 2007. *Positive interactions and interdependence in plant communities*. Springer. Dordrecht, The Netherlands.
- Camp, A., Oliver, C., Hessburg, P., Everett, R. 1997. Predicting late-successional fire refugia pre-dating European settlement in the Wenatchee Mountains. *Forest Ecology and Management*, 95(1): 63-77.
- Cavard, X., Bergeron, Y., Chen, H.Y., Paré, D., Laganière, J., Brassard, B. 2011. Competition and facilitation between tree species change with stand development. *Oikos*, 120(11): 1683-1695.
- Chapin, F.S., Schulze, E.D., Mooney, H.A. 1990. The ecology and economics of storage in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 21: 423-447.
- Chapin, F.S., Walker, L.R., Fastie, C.L., Sharman, L.C. 1994. Mechanisms of primary succession following deglaciation at Glacier Bay, Alaska. *Ecological Monographs*, 64(2): 149-175.
- Clark, J.S., Ji, Y. 1995. Fecundity and dispersal in plant populations: implications for structure and diversity. *American Naturalist*, 146(1): 72-111.
- Clark, J.S., Fastie, C., Hurtt, G., Jackson, S.T., Johnson, C., King, G.A., Lewis M., Lynch J., Pacala S., Prentice C., Schupp E.W., Webb III T., Wyckoff, P. 1998a. Reid's Paradox of Rapid Plant Migration Dispersal theory and interpretation of paleoecological records. *BioScience*, 48(1): 13-24.
- Clark, J.S., Macklin, E., Wood, L. 1998b. Stages and spatial scales of recruitment limitation in southern Appalachian forests. *Ecological Monographs*, 68(2): 213-235.
- Clark, J.S., Silman, M., Kern, R., Macklin, E., HilleRisLambers, J. 1999. Seed dispersal near and far: Patterns across temperate and tropical forests. *Ecology*, 80: 1475-1494.
- Clark, James S., Mark Lewis, Lajos Horvath. 2001. Invasion by extremes: population spread with variation in dispersal and reproduction. *The American Naturalist*, 157(5): 537-554.
- Clarke, P.J. 2002a. Habitat islands in fire-prone vegetation: do landscape features influence community composition?. *Journal of Biogeography*, 29(5/6): 677-684.

- Clarke, P.J. 2002b. Habitat insularity and fire response traits: evidence from a sclerophyll archipelago. *Oecologia*, 132(4): 582-591.
- Clements, F.E. 1916. Plant succession: an analysis of the development of vegetation. Carnegie Institute, Publication 242, Washington D.C.
- CONAF. 2011. Catastro de Los Recursos Vegetacionales Nativos de Chile. Monitoreo de Cambios y Actualizaciones. Período 1997–2011.
- Connell, J.H., Slatyer, R. O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American naturalist*, 111: 1119-1144.
- Cook, E.R., Kairiukstis, L.A. 1990. Methods of Dendrochronology. Applications in the Environmental Sciences. Kluwer Academic publishers, Dordrecht, Boston, London.
- Cottam, G., Curtis, J.T. 1956. The use of distance measures in phytosociological sampling. *Ecology*, 37: 451-460.
- Crawley, M.J., 2007, The R Book. John Wiley and Sons, England.
- Damascos, M., Ghermandi, L., Ladio A. 1998. Persistence of the native species of a patagonian *Austrocedrus chilensis* forest in Bariloche, Argentina. *International Journal of Ecology and Environmental Sciences*, 25: 21-35.
- Dawson, T.E. 1993. Hydraulic lift and water use by plants: implications for water balance, performance and plant-plant interactions. *Oecologia*, 95(4): 565-574.
- Dean, A.M., Smith, G.M. 2003. An evaluation of per-parcel land cover mapping using maximum likelihood class probabilities. *International Journal of Remote Sensing*, 24(14): 2905-2920.
- Decocq, G., Aubert, M., Dupont, F., Alard, D., Saguez, R., Wattez-Franger, A., De Foucault B., Delelis-Dusollier, A., Bardat, J. 2004. Plant diversity in a managed temperate deciduous forest: understorey response to two silvicultural systems. *Journal of Applied Ecology*, 41(6): 1065-1079.
- De Long, S.C., Kessler, W.B. 2000. Ecological characteristics of mature forest remnants left by wildfire. *Forest Ecology and Management*, 131(1): 93-106.
- Del Tredici, P. 2001. Sprouting in temperate trees: a morphological and ecological review. *The Botanical Review*, 67(2); 121-140.
- Denslow, J.S. 1987. Tropical forests gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18: 431-451.
- Dezzotti, A. Sancholuz, L. 1991. Los bosques de *Austrocedrus chilensis* en Argentina: ubicación, estructura y crecimiento. *Bosque*, 12: 43-52.
- Douglass, A.E. 1920. Evidence of climatic effects in the annual rings of trees. *Ecology*, 1:24-32.
- Dobrowsky, S.Z. 2011. A climatic basis for microrefugia: the influence of terrain on climate. *Global Change Biology*, 17(2): 1022-1035.
- Drury, W.H., Nisbet, I.C. 1973. Succession. *Journal of the Arnold Arboretum*, 54(3): 331-368.
- Duncan, R.P. 1989. An evaluation of errors in tree age estimates based on increment cores in kahikatea (*Dacrycarpus dacrydioides*). *New Zealand Natural Sciences*, 16(3): 1-37.
- Egler, F.E. 1954. Vegetation science concepts I. Initial floristic composition, a factor in old-field vegetation development with 2 figs. *Vegetatio*, 4(6): 412-417.
- Ellison, A.M., Bank, M.S., Clinton, B.D., Colburn, E.A., Elliott, K., Ford, C.R., Foster, D.R., Kloeppel, B.D., Knoepp, J.D., Lovett, G.M., Mohan, J., Orwig, D.A., Rodenhouse, N.L., Sobczak, W.V., Stinson, K.A., Stone, J.K., Swan, C.M., Thompson, J., Von Holle, B., Webster, J.R. 2005. Loss of foundation species:

- consequences for the structure and dynamics of forested ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 3(9): 479-486.
- Elmqvist, T., Wall, M., Berggren, A.L., Blix, L., Fritioff, A., Rinman, U. 2001. Tropical forest reorganization after cyclone and fire disturbance in Samoa: remnant trees as biological legacies. *Conservation Ecology*, 5(2): 10.
- Enright, N.J., Fontaine, J.B., Lamont, B.B., Miller, B.P., Westcott, V.C. 2014. Resistance and resilience to changing climate and fire regime depend on plant functional traits. *Journal of Ecology*, 102(6): 1572-1581.
- Fajardo, A., McIntire, E.J. 2011. Under strong niche overlap conspecifics do not compete but help each other to survive: facilitation at the intraspecific level. *Journal of Ecology*, 99(2): 642-650.
- Flannigan, M.D., Krawchuk, M.A., de Groot, W.J., Wotton, B.M., Gowman, L.M. 2009. Implications of changing climate for global wildland fire. *International Journal of Wildland Fire*, 18: 483-507.
- Ford, E.D., Newbould, P.J. 1977. The biomass and production of ground vegetation and its relation to tree cover through a deciduous woodland cycle. *Journal of Ecology*, 65: 201-212.
- Franklin, J.F., Spies, T.A., Van Pelt, R., Carey, A.B., Thornburgh, D.A., Berg, D.R., Lindenmayer, D.B., Harmon, M.E., Keeton, W.S., Shaw, D.C., Bible K., Chen, J. 2002. Disturbances and structural development of natural forest ecosystems with silvicultural implications, using Douglas-fir forests as an example. *Forest Ecology and Management*, 155(1): 399-423.
- Franco, A.C., Nobel, P.S. 1988. Interactions between seedlings of *Agave deserti* and the nurse plant *Hilaria rigida*. *Ecology*, 69: 1731-1740.
- Fritts, H.C. 1976. *Tree-ring and climate*. Academic Press, London, England.
- Gallo, L., Pastorino, M.J., Donoso, C. 2004. Variaciones en *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Pic. Ser. et Bizzarri (Ciprés de la Cordillera). Pp. 233-251 en Donoso, C., Premoli, A., Gallo, L., Ipinza, R. (eds.). *Variación intraespecífica en especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina*. Editorial Universitaria.
- Gobbi, M., Sancholuz, L. 1992. Regeneración post-incendio del ciprés de la cordillera (*Austrocedrus chilensis*) en los primeros años. *Bosque*, 13(2): 25-32.
- Gobbi, M.E., Schilchler, T. 1998. Survival of *Austrocedrus chilensis* seedlings in relation to microsite conditions and forest thinning. *Forest Ecology and Management*, 111: 137-146.
- Gobbi, M.E. 2007. Condiciones de micrositio para juveniles de *Austrocedrus chilensis* y respuesta a intervenciones extractivas. *Bosque*, 28(1): 50-56.
- Gowda, J.H., Kitzberger, T., Premoli, A.C. 2012. Landscape responses to a century of land use along the northern Patagonian forest-steppe transition. *Plant Ecology*, 213(2): 259-272.
- Greenlee, J.T., Callaway, R.M. 1996. Abiotic stress and the relative importance of interference and facilitation in montane bunchgrass communities in western Montana. *American Naturalist*, 148: 386-396.
- Grime, J.P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist*, 111: 1169-1194.
- Grime, J.P. 1979. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. John Wiley y Sons, London.
- Grissino-Mayer, H.D. 2001. Evaluating crossdating accuracy: a manual and tutorial for the computer program COFECHA. *Tree-ring research*, 57(2): 205-221.



- Gyenge, J.E., Fernández, M.E., Schlichter, T. 2007. Influence of radiation and drought on gas exchange of *Austrocedrus chilensis* seedlings. *Bosque*, 28(3): 220-225.
- Hartig, F., Calabrese, J.M., Reineking, B., Wiegand, T., Huth, A. 2011. Statistical inference for stochastic simulation models—theory and application. *Ecology letters*, 14(8): 816-827.
- Hastwell, G.T., Facelli, J.M. 2003. Differing effects of shade-induced facilitation on growth and survival during the establishment of a chenopod shrub. *Journal of Ecology*, 91(6): 941-950.
- Holmes, R.L. 1983. Computer-Assisted Quality Control in Tree-Ring Dating and Measurement. *Tree-Ring Bulletin*, 44: 69-75.
- Homma, K. 1997. Effects of snow pressure on growth form and life history of tree species in Japanese beech forest. *Journal of Vegetation Science*, 8: 781-788.
- Houle, G. Delwaide, A. 1991. Population structure and growth-stress relationship of *Pinus taeda* in rock outcrop habitats. *Journal of Vegetation Science*, 2: 47-58.
- Hunter, J.T. 2003. Persistence on inselbergs: the role of obligate seeders and resprouters. *Journal of Biogeography*, 30(4): 497-510.
- IPCC. 2014. Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, R.K. Pachauri and L.A. Meyer (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland.
- Iwasa, Y.O.H., Kubo, T. 1997. Optimal size of storage for recovery after unpredictable disturbances. *Evolutionary Ecology*, 11(1): 41-65.
- Katul, G.G., Porporato, A., Nathan, R., Siqueira, M., Soons, M.B., Poggi, D., Horn, H.S., Levin, S. A. 2005. Mechanistic analytical models for long-distance seed dispersal by wind. *The American Naturalist*, 166(3): 368-381.
- Keeley, J.E. 1977. Seed production, seed populations in soil, and seedling production after fire for two congeneric pairs of sprouting and nonsprouting chaparral shrubs. *Ecology*, 58: 820-829.
- Keeley, J.E., C.J. Fotheringham. 2000. Role of fire in regeneration from seeds. Pp 311-330 en. Fenner, M. (ed.) *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. Second edition. CAB International, Wallingford, UK.
- Keeton, W.S., Franklin, J.F. 2005. Do remnant old-growth trees accelerate rates of succession in mature Douglas-fir forests?. *Ecological Monographs*, 75(1): 103-118.
- Keppel, G., Wardell-Johnson, G.W. 2012 Refugia: keys to climate change management. *Global Change Biology*, 18(8): 2389-2391.
- Keppel, G., Van Niel, K.P., Wardell-Johnson, G.W., Yates, C.J., Byrne, M., Mucina, L., Schut, A.G.T., Hopper, S.D., Franklin, S.E. 2012. Refugia: identifying and understanding safe havens for biodiversity under climate change. *Global Ecology and Biogeography*, 21(4): 393-404.
- Kitzberger, T. 1994. Fire regime variation along a northern Patagonian forest-steppe ecotone: stand and landscape response. Ph.D. Thesis. Department of Geography, University of Colorado, Boulder.
- Kitzberger, T., Veblen, T.T., Villalba, R. 1997. Climatic influences on fire regimes along a rain forest-to-xeric woodland gradient in northern Patagonia, Argentina. *Journal of Biogeography*, 24(1): 35-47.
- Kitzberger, T., Veblen, T.T. 1999. Fire-induced changes in northern Patagonian landscapes. *Landscape Ecology*, 14: 1-15.
- Kitzberger, T., Steinaker, D.F., Veblen, T.T. 2000. Effects of climatic variability on facilitation of tree establishment in northern Patagonia. *Ecology*, 81: 1914–1924.

- Kitzberger, T., Aráoz, E., Gowda, J.H., Mermoz, M., Morales, J.M. 2012. Decreases in fire spread probability with forest age promotes alternative community states, reduced resilience to climate variability and large fire regime shifts. *Ecosystems*, 15(1): 97-112.
- Kobe, R.K. (1997). Carbohydrate allocation to storage as a basis of interspecific variation in sapling survivorship and growth. *Oikos*, 80: 226-233.
- Kot, M., Lewis, M. A., van den Driessche, P. 1996. Dispersal data and the spread of invading organisms. *Ecology*, 77(7): 2027-2042.
- Kunstler, G., Albert, C.H., Courbaud, B., Lavergne, S., Thuiller, W., Vieilledent, G., Zimmermann N.E., Coomes, D.A. 2011. Effects of competition on tree radial-growth vary in importance but not in intensity along climatic gradients. *Journal of Ecology*, 99(1): 300-312.
- La Manna, L., Matteucci, S. D., Kitzberger, T. 2008. Abiotic factors related to the incidence of the *Austrocedrus chilensis* disease syndrome at a landscape scale. *Forest Ecology and Management*, 256(5): 1087-1095.
- Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J., Forbes, T.D.A. 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response disturbance. *Trends in Ecology and Evolution*, 12: 474-478.
- Lawes, M.J., Adie, H., Russell-Smith, J., Murphy, B., Midgley, J.J. 2011. How do small savanna trees avoid stem mortality by fire? The roles of stem diameter, height and bark thickness. *Ecosphere*, 2(4): 1-13.
- Lebourgeois, F., Gomez, N., Pinto, P., Mérian, P. 2013. Mixed stands reduce *Abies alba* tree-ring sensitivity to summer drought in the Vosges mountains, western Europe. *Forest Ecology and Management*, 303: 61-71.
- Leonard, S.W., Bennett, A.F., Clarke, M.F. 2014. Determinants of the occurrence of unburnt forest remnants: Potential biotic refuges within a large, intense wildfire in south-eastern Australia. *Forest Ecology and Management*, 314: 85-93.
- LePage, P.T., Canham, C.D., Coates, K.D., Bartemucci, P. 2000. Seed abundance versus substrate limitation of seedling recruitment in northern temperate forests of British Columbia. *Canadian Journal of Forest Research*, 30(3): 415-427.
- Le Quesne C., Aravena, J.C., Jimenez H., Hinojosa, L.F. 1994. Dendroecología de una población relictada de *A. chilensis* (D.Don) Pic. Ser. et Bizz. en la Reserva Nacional Río Clarillo. Resúmenes del VI Congreso Latinoamericano de Botánica. Mar del Plata, Argentina.
- Letourneau, F.J., Andenmatten, E. y Schlichter, T. 2004. Effect of climatic conditions and tree size on *Austrocedrus chilensis*-shrub interactions in northern Patagonia. *Forest Ecology and Management*, 191: 29-38.
- Levine, J.M., Murrell, D.J. 2003. The community-level consequences of seed dispersal patterns. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34: 549-574.
- Lindenmayer, D.B., Hobbs, R.J., Likens, G.E., Krebs, C.J., Banks, S.C. 2011. Newly discovered landscape traps produce regime shifts in wet forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(38): 15887-15891.
- Mackey, B., Berry, S., Hugh, S., Ferrier, S., Harwood, T.D., Williams, K.J. 2012. Ecosystem greenspots: identifying potential drought, fire, and climate-change micro-refuges. *Ecological Applications*, 22(6): 1852-1864.
- Maestre, F.T., Valladares, F., Reynolds, J.F. 2005. Is the change of plant-plant interactions with abiotic stress predictable? A meta-analysis of field results in arid environments. *Journal of Ecology*, 93(4): 748-757.
- McIntyre, S., Lavorel, S., Trémont, R.M. 1995. Plant life-history attributes: their relationship to disturbance response in herbaceous vegetation. *Journal of Ecology*, 3:

31-44.

- McIntire, E.J., Fajardo, A. 2014. Facilitation as a ubiquitous driver of biodiversity. *New Phytologist* 201(2): 403-416.
- Mermoz, M., Kitzberger, T., Veblen, T.T. 2005. Landscape influences on occurrence and spread of wildfires in patagonian forests and shrublands. *Ecology*, 86(10): 2705-2715.
- Meyn, A., Feller, M.C. 2006. Fire history of forest remnants in wetter lodgepole pine dominated forests in southern British Columbia, Canada. *Northwest Science*, 80(2): 86.
- Miriti, M.N. 2006. Ontogenetic shift from facilitation to competition in a desert shrub. *Journal of Ecology* 94(5): 973-979.
- Monmonier, M.S. 1982. *Computer-Assisted Cartography: Principles and Prospects*. Englewood Cliffs NJ: Prentice-Hall, USA.
- Mwavu, E.N., Witkowski, E.T. 2008. Sprouting of woody species following cutting and tree-fall in a lowland semi-deciduous tropical rainforest, North-Western Uganda. *Forest Ecology and Management*, 255(3): 982-992.
- Nash Suding, K. 2001. The effects of gap creation on competitive interactions: separating changes in overall intensity from relative rankings. *Oikos*, 94: 219-227.
- Nathan, R., Safriel, U. N., Noy-Meir, I., Schiller, G. 2000. Spatiotemporal variation in seed dispersal and recruitment near and far from *Pinus halepensis* trees. *Ecology*, 81(8): 2156-2169.
- Nathan, R., Katul, G.G., Horn, H. S., Thomas, S.M., Oren, R., Avissar, R., Pacala, S.W., Levin, S.A. 2002. Mechanisms of long-distance dispersal of seeds by wind. *Nature*, 418(6896): 409-413.
- Nathan, R., Schurr, F. M., Spiegel, O., Steinitz, O., Trakhtenbrot, A., Tsoar, A. 2008. Mechanisms of long-distance seed dispersal. *Trends in Ecology y Evolution*, 23(11): 638-647.
- Núñez, C.I., Rovere, A.E. 2005. Dimorfismo sexual en el ciprés de la Cordillera. *Patagonia Forestal*, 11(3): 5-6.
- Núñez, M.A., Raffaele, E. 2007. Afforestation causes changes in post-fire regeneration in native shrubland communities of northwestern Patagonia, Argentina. *Journal of Vegetation Science*, 18(6): 827-834.
- Núñez, C.I., Raffaele, E., Núñez, M.A., Cuassolo, F. 2009. When do nurse plants stop nursing? Temporal changes in water stress levels in *Austrocedrus chilensis* growing within and outside shrubs. *Journal of Vegetation Science*, 20(6): 1064-1071.
- Newton, A.C., Cantarello, E., Tejedor, N., Kitzberger, T., Echeverría, C., Williams-Linera, G., Golicher, D., Bolados, G., Malizia, L., Manson, R.H., López-Barrera, F., Ramirez-Marcial, N., Martinez-Icó, M., Henriquez, G., Hill, R. 2011. Landscape-scale dynamics and restoration of dryland forest ecosystems. Pp. 229-272 en Newton, A., Tejedor, N. (eds), *Principles and practice of forest landscape restoration: case studies from the drylands of Latin America*. International Union for Conservation of Nature.
- Ordóñez, J.L., Retana, J., Espelta, J.M. 2005. Effects of tree size, crown damage, and tree location on post-fire survival and cone production of *Pinus nigra* trees. *Forest Ecology and Management*, 206(1): 109-117.
- Parmesan, C., Yohe, G. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421(6918): 37-42.
- Paritsis, J., Veblen, T.T., Holz, A. 2015. Positive fire feedbacks contribute to shifts from *Nothofagus pumilio* forests to fire-prone shrublands in Patagonia. *Journal of Vegetation Science*, 26(1): 89-101.

- Parsons, W.F.J., Knight, D.H., Miller, S.L. 1994. Root gap dynamics in lodgepole pine forest: nitrogen transformations in gaps of different size. *Ecological Applications*, 4: 354–362.
- Pastorino, M.J., Gallo, L.A. 2000. Variación geográfica en peso de semilla en poblaciones naturales argentinas de “Ciprés de la Cordillera”. *Bosque*, 21(2): 95-109.
- Pastorino, M.J., Gallo, L.A., Hattemer, H.H. 2004. Genetic variation in natural populations of *Austrocedrus chilensis*, a cypress of the Andean-Patagonian Forest. *Biochemical Systematics and Ecology*, 32(11): 993-1008.
- Pastorino, M.J. Gallo, L.A. 2004. Los Cipreses de Pilcaniyeu, el extremo más árido de la distribución natural del Ciprés de la Cordillera. *Presencia (INTA)*, 49: 17-19.
- Pastorino, M.J., Fariña, M. M., Bran, D., Gallo, L.A. 2006. Extremos geográficos de la distribución natural de *Austrocedrus chilensis* (Cupressaceae). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 41(3-4): 307-311.
- Pastorino, M.J., Gallo, L.A. 2009. Preliminary operational genetic management units of a highly fragmented forest tree species of southern South America. *Forest ecology and management*, 257(12): 2350-2358.
- Pausas, J. G., & Lavorel, S. (2003). A hierarchical deductive approach for functional types in disturbed ecosystems. *Journal of Vegetation Science*, 14(3): 409-416.
- Pausas, J.G., Bradstock, R.A., Keith, D.A., Keeley, J.E. 2004. Plant functional traits in relation to fire in crown-fire ecosystems. *Ecology*, 85(4): 1085-1100.
- Pausas, J.G. 2015. Alternative fire-driven vegetation states. *Journal of Vegetation Science*, 26(1): 4-6.
- Perera, A.H., Dalziel, B.D., Buse, L.J., Routledge, R.G. 2009. Spatial variability of stand-scale residuals in Ontario's boreal forest fires. *Canadian Journal of Forestry Research*, 39(5): 945-961.
- Pickett, S.T., White, P.S. 1985. Natural disturbance and patch dynamics: an introduction. Pp. 3-13 en Pickett, S.T., White, P.S (eds.). *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press Inc., San Diego, California.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D. 2011. R Development Core Team. 2010. nlme: linear and nonlinear mixed effects models. R package version 3.1-97. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- Premoli, A.C. 1991. Morfología y capacidad germinativa en poblaciones de *Nothofagus antarctica* (Forster) Oerst. del noroeste andino patagónico. *Bosque*, 12(2): 53-59.
- Pretzsch, H., Schütze, G., Uhl, E. 2013. Resistance of European tree species to drought stress in mixed versus pure forests: evidence of stress release by inter-specific facilitation. *Plant Biology*, 15(3): 483-495.
- Pugnaire, F.I., Haase, P., Puigdefábregas, J., Cueto, M., Clark, S.C. Incoll, L.D. 1996. Facilitation and succession under the canopy of a leguminous shrub, *Retama sphaerocarpa*, in a semi-arid environment in south-east Spain. *Oikos*, 76 (3): 455-464.
- Raffaele, E., Gobbi, M. 1996. Seed bank composition and variability in *Austrocedrus chilensis* forest sites in Patagonia, Argentina. *International Journal of Ecology and Environmental Sciences*, 22: 59-72.
- Raffaele, E., Veblen, T.T. 1998. Facilitation by nurse shrubs of resprouting behavior in a post-fire shrubland in northern Patagonia, Argentina. *Journal of Vegetation Science*, 9(5): 693-698.
- Relva, M.A., Veblen, T. 1998. Impacts of introduced large herbivores on *Austrocedrus chilensis* forests in northern Patagonia, Argentina. *Forest Ecology and Management*, 10: 27–40.

- Ribbens E, Silander J.A. Jr., Pacala S.W. 1994. Seedling recruitment in forests: calibrating modelos to predict patterns of tree seedling dispersion. *Ecology*, 75(6): 1794-1806.
- Rich, P. M. 1990. Characterizing plant canopies with hemispherical photographs. *Remote Sensing Reviews*, 5(1): 13-29.
- Richards, J.H., Caldwell, M.M. 1987. Hydraulic lift: substantial nocturnal water transport between soil layers by *Artemisia tridentata* roots. *Oecologia*, 73(4): 486-489.
- Río, M.D., Schütze, G., Pretzsch, H. 2014. Temporal variation of competition and facilitation in mixed species forests in Central Europe. *Plant Biology*, 16(1): 166-176.
- Robinson, N.M., Leonard, S.W., Ritchie, E.G., Bassett, M., Chia, E.K., Buckingham, S., Gibb, H., Bennett, A.F., Clarke, M.F. 2013. Refuges for fauna in fire-prone landscapes: their ecological function and importance. *Journal of Applied Ecology*, 50(6): 1321-1329.
- Robinson, N.M., Leonard, S.W., Bennett, A.F., Clarke, M.F. 2014. Refuges for birds in fire-prone landscapes: The influence of fire severity and fire history on the distribution of forest birds. *Forest Ecology and Management*, 318: 110-121.
- Román-Cuesta, R.M., Gracia, M., Retana, J. 2009. Factors influencing the formation of unburned forest islands within the perimeter of a large forest fire. *Forest Ecology and Management*, 258(2): 71-80.
- Rousset, O. Lepart, J. 2000. Positive and negative interactions at different life stages of a colonizing species (*Quercus humilis*). *Journal of Ecology*, 88(3): 401-412.
- Rovere, A., Gobbi, M.E., Relva, M.A. 2005. Regeneración de *Austrocedrus chilensis*. Pp. 1-16 en Arturi, M.F., Frangi, J.L., Goya, J.F. (eds). *Ecología y Manejo de los bosques de Argentina*. EDULP, La Plata, Bs. As., Argentina.
- Rovere, A.E., Fritz, G. 2006. Restauración con ciprés de la cordillera en un matorral post-fuego, en las cercanías de Bariloche. *Patagonia forestal-Centro de Investigación y Extensión Forestal Andino Patagónico*, 12(2): 19-22.
- Ryan, K.C. 2002. Dynamic interactions between forest structure and fire behavior in boreal ecosystems. *Silva Fennica*, 36(1): 13-39.
- Sagnard, F., Pichot, C., Dreyfus, P., Jordano, P., Fady, B. 2007. Modelling seed dispersal to predict seedling recruitment: recolonization dynamics in a plantation forest. *Ecological Modelling*, 203(3): 464-474.
- Salguero, J. 2000. Informe sobre las consecuencias ecológicas de los incendios forestales. APN, Delegación Regional Patagonia, Ecología del Fuego.
- Satti, P., Mazzarino, M.J., Roselli, L., Crego, P. 2007. Factors affecting soil P dynamics in temperate volcanic soils of southern Argentina. *Geoderma*, 139(1): 229-240.
- Schiffers, K., Tielboerger, K. 2006. Ontogenetic shifts in interactions among annual plants. *Journal of Ecology*, 94(2): 336-341.
- Schmaltz, J. 1992. La reconquista de la estepa por el bosque de ciprés. Publicación técnica N° 11. CIEFAP, Esquel.
- Schulman, E. 1956. *Dendroclimatic Changes in Semi-Arid America*. University of Arizona Press, Tucson.
- Schurr, F.M., Steinitz, O., Nathan, R. 2008. Plant fecundity and seed dispersal in spatially heterogeneous environments: models, mechanisms and estimation. *Journal of Ecology*, 96(4): 628-641.
- Schwilk, D.W., Keeley, J.E. 2006. The role of fire refugia in the distribution of *Pinus sabiniana* (Pinaceae) in the southern Sierra Nevada. *Madrono*, 53(4): 364-372.

- Shigesada, N., Kawasaki, K. 1997. Biological invasions: theory and practice. Oxford University Press, UK.
- Soliveres, S., DeSoto, L., Maestre, F.T., Olano, J.M. 2010. Spatio-temporal heterogeneity in abiotic factors modulate multiple ontogenetic shifts between competition and facilitation. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 12(3): 227-234.
- Souto, C., Gardner, M. 2013. *Austrocedrus chilensis*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.3.
- Souto, C.P., Kitzberger, T., Arbetman, M.P., y Premoli, A.C. 2015. How do cold-sensitive species endure ice ages? Phylogeographic and paleodistribution models of postglacial range expansion of the mesothermic drought-tolerant conifer *Austrocedrus chilensis*. *New Phytologist*, doi: 10.1111/nph.13508.
- Speer, J.H. 2010. *Fundamental of Tree Ring Research*. The University of Arizona Press.
- Stewart, J.R., Lister, A.M., Barnes, I., Dalén, L. 2010. Refugia revisited: individualistic responses of species in space and time. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1682): 661-671.
- Sthultz, C.M., Gehring, C.A., Whitham, T.G. 2007. Shifts from competition to facilitation between a foundation tree and a pioneer shrub across spatial and temporal scales in a semiarid woodland. *New Phytologist*, 173(1): 135-145.
- Szarzynski, J. 2000. Xeric islands: environmental conditions on inselbergs. Pp. 37-48 en Porembski, S., Barthlott, W. (eds.). *Inselbergs: biotic diversity of isolated rock outcrops in tropical and temperate regions*. Springer Verlag, New York.
- Tachikawa, T., Hato, M., Kaku, M., Iwasaki, A. 2011. The characteristics of ASTER GDEM version 2, IGARSS.
- Tansley, A.G. 1920. The classification of vegetation and the concept of development. *The Journal of Ecology*, 8 (2): 118-149.
- Thompson, S., Katul, G. 2008. Plant propagation fronts and wind dispersal: an analytical model to upscale from seconds to decades using superstatistics. *The American Naturalist*, 171(4): 468-479.
- Tielbörger, K., Kadmon, R. 2000. Temporal environmental variation tips the balance between facilitation and interference in desert plants. *Ecology*, 81(6): 1544-1553.
- Tilman, D. 1984. Plant dominance along an experimental nutrient gradient. *Ecology*, 65: 1445-1453.
- Tilman, D. 1987. Secondary succession and the pattern of plant dominance along experimental nitrogen gradients. *Ecological Monographs*, 57: 189-214.
- Turner, M.G., Baker, W.L., Peterson, C.J., Peet, R.K. 1998. Factors influencing succession: lessons from large, infrequent natural disturbances. *Ecosystems*, 1: 511-523.
- Uhl, C., Kauffman, J.B. 1990. Deforestation, fire, susceptibility, and potential tree responses to fire in the eastern Amazon. *Ecology*, 71:437-49.
- Urretavizcaya, M.F., Defossé, G.E. 2004. Soil seed bank of *Austrocedrus chilensis* D. Don) Pic. Serm. et Bizarri related to different degrees of fire disturbance in two sites of southern Patagonia, Argentina. *Forest Ecology and Management*, 187(2): 361-372.
- Valverde, T., Silvertown, J. 1997. Canopy closure rate and forest structure. *Ecology*, 78: 1555-1562.
- Van Wilgen, B.W., Higgins, K.B., Bellstedt, D.U. 1990. The role of vegetation structure and fuel chemistry in excluding fire from forest remnants in the fire-prone fynbos shrublands of South Africa. *Journal of Ecology*, 78: 210-222.
- Veblen, T.T., Lorenz, D.C. 1987. Post-fire stand development of *Austrocedrus-Nothofagus* forests in northern Patagonia. *Vegetatio*, 71(2): 113-126.

- Veblen, T.T., Lorenz, D.C. 1988. Recent vegetation changes along the forest/steppe ecotone in northern Patagonia. *Annals of the Association of American Geographers*, 78: 93-111.
- Veblen, T.T., Mermoz, M., Martin, C., Kitzberger, T. 1992. Ecological impacts of introduced animals in Nahuel Huapi National Park, Argentina. *Conservation Biology*, 6(1): 71-83.
- Veblen, T.T., Kitzberger, T., Burns, B.R., Rebertus, A.J. 1996. Perturbaciones y dinámica de regeneración en bosques Andinos del sur de Chile y Argentina. Pp. 169-198 en Armesto, J.J., Villagrán, C.E., Arroyo, M.K. (eds.). *Ecología de los bosques de Chile*. Editorial Universitaria, Santiago de Chile, CL.
- Veblen, T.T., Kitzberger, T., Villalba, R., Donnegan, J. 1999. Fire history in northern Patagonia: the roles of humans and climatic variation. *Ecological Monographs*, 69(1): 47-67.
- Veblen, T.T., Kitzberger, T., Raffaele, E., Lorenz, D. 2003. Fire history and vegetation changes in northern Patagonia, Argentina. Pp. 265-295 en Veblen, T.T., Baker, W., Montenegro, G., Swetnam, T.W. (eds.), *Fire and climatic change in temperate ecosystems of the western Americas*. Ecological Studies 160. Springer Verlag, New York.
- Veblen, T.T., Kitzberger, T., Raffaele, E., Mermoz, M., González, M.E., Sibold, J.S., Holz, A. 2008. The historical range of variability of fires in the Andean-Patagonian Nothofagus forest region. *International Journal of Wildland Fire*, 17(6): 724-741.
- Villalba, R., Veblen, T.T. 1997a. Spatial and temporal variation in Austrocedrus growth along the forest steppe ecotone in northern Patagonia. *Canadian Journal of Forestry Research*, 27(4): 580-597.
- Villalba, R., Veblen, T.T. 1997b. Regional patterns of tree population age structures in northern Patagonia: climatic and disturbance influences. *Journal of Ecology*, 85: 113-124.
- Villalba, R., Veblen, T.T. 1998. Influences of large-scale climatic variability on episodic tree mortality in northern Patagonia. *Ecology*, 79: 2624-2640.
- von Oheimb, G., Lang, A.C., Bruelheide, H., Forrester, D.I., Wäsche, I., Yu, M., Härdtle, W. 2011. Individual-tree radial growth in a subtropical broad-leaved forest: the role of local neighbourhood competition. *Forest Ecology and Management*, 261(3): 499-507.
- Whelan, R.J. 1986. Seed dispersal in relation to fire. Pp. 237-71 en Murray, D.R. (ed.). *Seed dispersal*. Academic Press, Sidney.
- White, P.S. 1979. Pattern, process, and natural disturbance in vegetation. *The botanical review*, 45(3): 229-299.
- Whitlock, C., Bianchi, M.M., Bartlein, P.J., Markgraf, V., Marlon, J., Walsh, M., McCoy, N. 2006. Postglacial vegetation, climate, and fire history along the east side of the Andes (lat 41–42.5 S), Argentina. *Quaternary Research*, 66(2): 187-201.
- Wigley, T.M., Briffa, K.R., Jones, P.D. 1984. On the average value of correlated time series, with applications in dendroclimatology and hydrometeorology. *Journal of climate and Applied Meteorology*, 23(2): 201-213.
- Willis, B. 1914. *El Norte de la Patagonia*. Dirección de Parques Nacionales, Buenos Aires.
- Wood, S.W., Murphy, B.P., Bowman, D.M. 2011. Firescape ecology: how topography determines the contrasting distribution of fire and rain forest in the south-west of the Tasmanian Wilderness World Heritage Area. *Journal of Biogeography*, 38(9): 1807-1820.

- Zang, C., Biondi, F. 2013. Dendroclimatic calibration in R: The bootRes package for response and correlation function analysis. *Dendrochronologia*, 31(1): 68-74.
- Zuur, A., Ieno, E.N., Walker, N., Saveliev, A.A., Smith, G.M. 2009. Mixed effects models and extensions in ecology with R. Springer Science and Business Media.



## APENDICE CAPITULO III

### 3.5. ABC para dispersión y establecimiento de ciprés

Script para el ajuste de producción de semillas, dispersión y establecimiento de ciprés usando *Approximate Bayesian Computation*.

#### 3.5.1. Datos

Los datos usados para hacer las simulaciones y comparar con las observaciones contienen las siguientes variables:

- `R` es una lista que contiene las matrices de distancias entre parcelas y madres para cada uno de los sitios de muestreo.
- `D` es una lista que contiene las áreas basales de las plantas madres para cada sitio.
- `pc` es un vector con el porcentaje de copa viva de cada planta madre en todos los sitios. Toma valores continuos de 0 a 1.
- `ns` es un vector con el número de renuevos por parcela para todos los sitios. Toma valores de 0,1, etc.
- `ids` es un vector del mismo largo que `ns` que contiene un número (de 1 a 7) indicando el sitio de estudio a que corresponde cada valor de `ns`
- `arb`, `gd` y `hoj` son vectores que denotan la presencia (1) o ausencia (0) de arbustos, detrito grande y hojarasca en las parcelas donde se contaron los renuevos.

#### 3.5.2 Supuestos

El kernel de dispersión usado es el "t2D" de Clark et al. 1999, Ecology 80: 1475-1494. Tiene la ventaja de ser convexo cerca del origen de las semillas y puede representar "colas gordas" cuando el parámetro de forma (`p`) es menor que dos. Usar un kernel de este tipo implica asumir que la dispersión es igual en todas direcciones (isotrópica). Por otro lado asumimos que los parámetros del kernel de dispersión son iguales para todas las semillas de todas las plantas en todos los sitios.

```
t2D<-function(r,u,p) {  
  p/(pi*u*(1+r^2/u)^(p+1))  
}
```

Asumimos que la producción de semillas de una planta en un año se relaciona linealmente con su área basal (`barea`) y del porcentaje de copa viva (`pc`):  
 $Q = b \times barea \times pc$ .

La supervivencia y establecimiento de las semillas hasta la fecha del muestreo depende de las características del sustrato en el que caen de acuerdo a una función logística:  $\text{logit}(s) = \beta_0 + \beta_1 \times arb + \beta_2 \times gd + \beta_3 \times hoj$  donde `s` es la probabilidad de supervivencia anual, los  $\beta$ s son coeficientes que hay que estimar y `arb`, `gd` y `hoj`

representan la presencia o ausencia de arbustos, detrito grande y hojarasca respectivamente.

### 3.5.3. Funciones

La siguiente función se usa para predecir la llegada de semillas a parcelas (*traps*) de área `trap.area` en función de la producción de semillas de las plantas madres y las distancias entre las madres y parcelas. Los parámetros `u` y `p` son los parámetros de escala y forma del kernel de dispersión, `Q` es un vector que contiene la producción de semillas para cada planta madre y `r` una matriz con las distancias (en metros) entre todas las madres y todas las parcelas.

```
predicted.seed.dens <- function(u,p,Q, r,trap.area) {
  disp.prob <- t2D(r=r,u=u,p=p)
  tree.trap.pred <- Q * disp.prob * trap.area
  dens.pred <- rowSums(tree.trap.pred)
  return(dens.pred)
}
```

Antes de realizar las simulaciones tenemos que definir el número total de observaciones (parcelas) como la variable `nobs`.

```
nobs <- length(ns)
nyrs <- 16 # número de años desde el incendio
niter <- 1e+06 # número de simulaciones
trap.area <- 1 # área de las parcelas (un metro cuadrado)
```

### 3.5.4 Previas

Los parámetros a usar en las simulaciones se muestrean de las distribuciones previas. En todos los casos se usaron previas débilmente informativas, es decir con suficientes restricciones como para evitar zonas del espacio de parámetros poco realistas pero con poca precisión como para que los resultados estén dominados por los datos. Para el parámetro de producción de semillas se usó una distribución Gamma con forma = 2.5 y una media de 2500 semillas por  $\text{cm}^2$  por año. Para el parámetro de escala del kernel de dispersión se usó una Gamma con forma 2.5 y media de 50000  $\text{m}^2$ . Para la forma del kernel se usó una Gamma con forma 2.5 y media de 3.75. Por último para los  $\beta$ s de la probabilidad de establecimiento y supervivencia se usaron distribuciones t con media cero y 7 grados de libertad.

```
B <- rgamma(niter, 2.5, 1/1000)
U <- rgamma(niter, 2.5, 1/20000)
P <- rgamma(niter,2.5,1.5)
Betas <- matrix(rt(niter*4,7),niter,4)
```

Antes de correr las simulaciones tenemos que definir vectores de largo `niter` para guardar los resultados

```
nll <- numeric(niter)
tot <- numeric(niter)
```

Finalmente, las simulaciones se realizan con el siguiente script

```

for(j in 1:niter){
  b <- B[j]
  u <- U[j]
  p <- P[j]
  bet <- Betas[j,]
  pred.sdl <- matrix(0,nobs,nyrs)

  for(h in 1:nyrs){
    if(h < 4){
      for(i in 5:7){
        r.prime <- R[[i]]
        barea <- D[[i]]
        Q <- b * barea * pc[ref==i]
        s <- plogis(bet[1]+bet[2]*arb[ids==i]+bet[3]*gd[ids==i]+bet[4]*hoj[ids==i])
        pre <- predicted.seed.dens(u=u, p=p, Q=Q, r=r.prime, trap.area=trap.area)
        pred.sdl[ids==i,h] <- pre*s^(nyrs-h+1)
      }
    }
    else{
      for(i in 1:7){
        r.prime <- R[[i]]
        barea <- D[[i]]
        Q <- b * barea * pc[ref==i]
        s <- plogis(bet[1]+bet[2]*arb[ids==i]+bet[3]*gd[ids==i]+bet[4]*hoj[ids==i])
        pre <- predicted.seed.dens(u=u, p=p, Q=Q, r=r.prime, trap.area=trap.area)
        pred.sdl[ids==i,h] <- pre*s^(nyrs-h+1)
      }
    }
  }
  prs <- rowSums(pred.sdl)
  sims <- rpois(length(ns),prs)
  pres <- -dpois(ns, lambda=prs)
  tot[j] <- sum(sims)
  nll[j] <- sum(pres)
}

```

Una vez efectuadas las simulaciones, seleccionamos un subset de éstas en base a valores de corte de nll y tot y estimamos los valores esperados de las posteriores.

```

v <- which(nll < -165.5 & tot > 200)
mean(B[v])
mean(U[v])
mean(P[v])
colMeans(Betas[v,])

```